

Tesis de Posgrado

Interacciones entre el tordo renegrado *Molothrus bonariensis* y el pecho amarillo *Pseudoleistes virescens* : Estrategias del parásito de cría y mecanismos de defensa del hospedador

Mermoz, Myriam E.

1996

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias
Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Mermoz, Myriam E.. (1996). Interacciones entre el tordo renegrado *Molothrus bonariensis* y el pecho amarillo *Pseudoleistes virescens* : Estrategias del parásito de cría y mecanismos de defensa del hospedador. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2878_Mermoz.pdf

Cita tipo Chicago:

Mermoz, Myriam E.. "Interacciones entre el tordo renegrado *Molothrus bonariensis* y el pecho amarillo *Pseudoleistes virescens* : Estrategias del parásito de cría y mecanismos de defensa del hospedador". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1996. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2878_Mermoz.pdf

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

Universidad de Buenos Aires
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**Interacciones entre el tordo renegrado *Molothrus bonariensis* y
el pecho amarillo *Pseudoleistes virescens*: estrategias del
parásito de cría y mecanismos de defensa del hospedador.**

Myriam E. Mermoz
Director: Dr. Juan Carlos Reboreda

Instituto de Biología y Medicina Experimental
CONICET

Tesis presentada para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas

1996

128

mj2

A mi familia, en especial
a mis sobrinos Pablo y Diego.
A mis amigos.

Contenidos:

Agradecimientos	vi
Resumen	vii
Abstract	viii

Capítulo 1: Introducción general

1.1. Cuidado parental y parasitismo de cría	1
1.2. Cuidado parental en aves	2
1.3. Generalidades del parasitismo de cría en aves	2
1.4. Origen y evolución del parasitismo de cría en aves	3
1.5. Estrategias de las aves parásitas de cría	5
1.6a). Costos del parasitismo y mecanismos de defensa de los hospedadores	6
1.6b). Discriminación de los hospedadores a nivel de huevos y a nivel de pichones parásitos	7
1.7. Coevolución dentro del parasitismo de cría: carrera armamentista o equilibrio evolutivo?	9
1.8. Objetivos generales	11
Tabla 1.1	13
Tabla 1.2	14

Capítulo 2: Biología general de las especies y área de estudio

2.1. Icterinae: filogenia y generalidades	15
2.2. Biología general del parásito de cría: el tordo renegrido <i>Molothrus bonariensis</i>	16
2.2.1. Reproducción	18
2.2.2. Huevos y pichones	21

2.2.3. Causas de la expansión territorial	22
2.3. Biología general del hospedador: el pecho amarillo <i>Pseudoleistes virescens</i>	23
2.4. Area de estudio	26

Capítulo 3: Biología reproductiva del hospedador y del parásito

3.1. <u>Introducción</u>	30
3.2. <u>Materiales y métodos</u>	
3.2.1. Métodos y nomenclatura utilizados	32
3.2.2. Supervivencia diaria de los nidos	34
3.2.3. Efecto de las manipulaciones en la supervivencia de los nidos	35
3.3. <u>Resultados.</u>	
3.3.1a) Biología general del pecho amarillo	36
3.3.1b) Exitos de los nidos	38
3.3.1c) Parasitismo del tordo renegrido	40
3.3.1d) El tordo renegrido: huevos, pichones y calidad del pecho amarillo como hospedador	41
3.3.2. Supervivencia diaria de los nidos	42
3.3.3. Efecto de las manipulaciones en la supervivencia de los nidos	43
3.4. <u>Discusión</u>	43

Capítulo 4: Adaptaciones del tordo renegrido al parasitismo: su interacción con el pecho amarillo

4.1 <u>Introducción</u>	48
4.2. <u>Materiales y métodos</u>	
4.2.1. Oferta de nidos de pecho amarillo en puesta y eventos de parasitismo	50

4.2.2. Selección de nidos o parasitismo al azar? Distribución de los huevos de tordo renegrido en nidos del pecho amarillo	50
4.2.3. Parasitismo según el estadío del nido	51
4.2.4. Número mínimo de hembras que parasitan un nido	51
4.2.5. Ubicación temporal del comportamiento de picadura o remoción de huevos	51
4.2.6. Períodos de incubación y desarrollo de los pichones de ambas especies	52
4.3. <u>Resultados</u>	53
4.3.1 Oferta de nidos de pecho amarillo en puesta y eventos de parasitismo	54
4.3.2. Distribución de los huevos de tordo renegrido en nidos del pecho amarillo	54
4.3.3. Parasitismo según el estadío del nido	55
4.3.4. Número mínimo de hembras que parasitan un nido	56
4.3.5. Ubicación temporal del comportamiento de picadura o remoción de huevos	57
4.3.6. Períodos de incubación y desarrollo de los pichones de ambas especies.	59
4.4. <u>Discusión</u>	65
4.4.1 Oferta de nidos de pecho amarillo en puesta y eventos de parasitismo	66
4.4.2. Distribución de los huevos de tordo renegrido en nidos del pecho amarillo	66
4.4.3. Parasitismo según el estadío del nido	67
4.4.4. Número mínimo de hembras que parasitan un nido	69
4.4.5. Comportamiento de picadura y/o remoción de huevos	69
4.4.6. Calidad del pecho amarillo como hospedador	71

Capítulo 5: Efecto del parasitismo de cría del tordo renegrado sobre el éxito reproductivo del pecho amarillo

5.1. <u>Introducción</u>	74
5.2. <u>Materiales y métodos.</u>	
5.2.1. Efecto del parasitismo a nivel poblacional	76
5.2.2. Probabilidad de abandono y/o predación de nidos	76
5.2.3. Pérdida de huevos	78
5.2.4. Pichones eclosionados y volantones producidos	79
5.3. <u>Resultados.</u>	
5.3.1 Efecto a nivel poblacional	80
5.3.2. Probabilidad de abandono y/o predación de nidos.	80
5.3.3. Pérdida de huevos	81
5.3.4. Pichones eclosionados y volantones producidos	83
5.4. <u>Discusión</u>	87

Capítulo 6: Defensas del pecho amarillo frente al parasitismo de cría del tordo renegrado

6.1. <u>Introducción</u>	91
6.2. <u>Materiales y métodos.</u>	
6.2.1. Reconocimiento y discriminación hacia huevos parásitos.	94
6.2.2. Defensa del nido frente a los parásitos de cría adultos	95
6.2.3. Atención al nido	97
6.3. <u>Resultados.</u>	
6.3.1a) Rechazo de huevos parásitos: experimentos de parasitismo artificial	98
6.3.1b) Rechazo de huevos parásitos: parasitismo natural	99
6.3.2. Defensa del nido frente a los parásitos de cría adultos	101
6.3.3. Atención al nido	103
6.4. <u>Discusión</u>	104

Capítulo 7: Conclusiones generales	109
---	-----

**Apéndice: El pecho amarillo como nuevo hospedador efectivo
de un parásito de cría especialista: el tordo pico corto**
Molothrus rufoaxillaris

<u>Introducción</u>	112
<u>Materiales y métodos</u>	113
<u>Resultados</u>	114
<u>Discusión</u>	116

Bibliografía Citada	119
----------------------------	-----

Agradecimientos

La presente Tesis la llevé a cabo durante las Becas de Iniciación, Perfeccionamiento y Postdoctoral que me otorgó el CONICET.

- Agradezco a mi Director, Dr. Juan Carlos Reboreda por su confianza y apoyo.
- Al Dr. Enrique T. Segura por haberme aceptado como integrante del Laboratorio de Biología del Comportamiento y al Instituto de Biología y Medicina Experimental.
- Al Dr. Jorge Navas (Sección de Ornitología, Museo de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"), por proporcionarme algunos huevos y pieles de tordo renegrido utilizados en los experimentos de campo.
- A Mario Beade (Fundación Vida Silvestre Argentina) por iniciarme en la búsqueda de nidos y ayudarme en las más variadas circunstancias.
- A los Lic. María Luisa Bolkovic y Gustavo J. Fernández por su colaboración en la búsqueda de nidos (sin ellos, el "n de nidos" de esta tesis hubiera sido sensiblemente menor). GJF también hizo de "co-diseñador" fundamental en varios de los experimentos y colaborador en múltiples tareas logísticas (incluso chofer).
- A José Flores, su esposa Chola y José Echarrán de la estancia "El Palenque", a Olga y su familia por toda su confianza e invaluable apoyo de todos estos años.
- Al "colectivo del pan", a los capataces de la estancia "Cari-Lauquen" y a todos los anónimos vecinos de General Lavalle que mediante su desinteresada ayuda, lograron que los 13 Km entre General Lavalle y Canal 2 no fuera una distancia infinita, haciendo posibles mis dos primeros años de trabajo de campo.
- A las empresas de transportes Alvarez Hnos. y Antón por transportar una bicicleta (en un caso con motor) de Buenos Aires a General Lavalle en contra de la rigidez de los propios reglamentos (campanas de 1992 y 1993 respectivamente).
- A los Lic. Alejandra M. Ribichich y Gustavo J. Fernández, y al Dr. Rubén N. Muzio por la lectura crítica de múltiples versiones de los capítulos de esta Tesis.
- A mis compañeros de trabajo: Leonardo Bussmann, Jorge Brun, Fabián Gabelli, Andrés Lemoine, Claudia Marro, Lorena Pompilio, Paulo Llambías, Valentina Ferreti, Pablo Tubaro y Marcelo Cassini, por todos estos años de convivencia.
- A Alejandra Valverde, Alicia Basilio, Pablo Pelotto y Javier López de Casenave por su apoyo moral en numerosas charlas informales sobre cómo escribir una Tesis.
- A mis padres y hermanas (Laura incluida), por su apoyo durante toda mi carrera.

Interacciones entre el tordo renegrado *Molothrus bonariensis* y el pecho amarillo *Pseudoleistes virescens*: estrategias del parásito de cría y mecanismos de defensa del hospedador.

Resumen: Se estudió la interacción entre un parásito de cría generalista, el tordo renegrado *Molothrus bonariensis* y uno de sus hospedadores, el pecho amarillo *Pseudoleistes virescens*. El 66% de los nidos fue parasitado (50% con parasitismo simple y 50% con parasitismo múltiple, 2-8 huevos). Al menos en un 60% de los casos, los eventos de parasitismo múltiple fueron debidos a la puesta de más de una hembra en el mismo nido. El 78% de los eventos de parasitismo ocurrieron durante la puesta del hospedador. Los períodos de incubación fueron de 12 días para el parásito y de 14 días para el hospedador. En consecuencia, los pichones parásitos fueron los primeros en nacer y la competencia con los pichones del hospedador que son más grandes. Los mayores costos del parasitismo se asociaron con la ruptura de huevos por parte de la hembra parásita. Cuando permanecieron en el nido más de 3 huevos parásitos, disminuyó la probabilidad de que los huevos del hospedador no removidos produjeran volantones. Aunque en el área de estudio aproximadamente el 24% de los huevos de tordo renegrado son blanco-inmaculados, sólo el 4% de los huevos parásitos observados en nidos activos de pecho amarillo fueron de ese morfo. Experimentos de parasitismo artificial mostraron que el pecho amarillo rechaza los huevos parásitos blancos. Las hembras de tordo renegrado que ponen huevos blancos no evitaron parasitar a esta especie. Mediante la presentación cerca del nido de ejemplares embalsamados de tordo renegrado y de una especie neutra, se demostró que los pecho amarillo reconocen y atacan a los parásitos. La defensa del nido resultó ineficiente porque los pecho amarillo permanecieron cerca del nido sólo el 35% del tiempo durante la puesta. Se discute cómo la restricción energética durante la puesta de huevos en la hembra y el comportamiento de asegurar la paternidad de esos huevos en el macho, podrían ser la causa de que el pecho amarillo no cuidara su nido más eficientemente durante la puesta.

Palabras clave: Parasitismo de cría, parásito generalista, *Molothrus bonariensis*, hospedador, *Pseudoleistes virescens*, costos del parasitismo, estrategias del parásito, mecanismos de defensa, rechazo de huevos, defensa del nido.

**Interactions between Shiny Cowbird *Molothrus bonariensis* and
Brown-and-Yellow Marshbird *Pseudoleistes virescens*: brood parasite
strategies and mechanisms of host defence.**

Abstract: I studied the interaction between a generalized brood parasite, the Shiny Cowbird *Molothrus bonariensis* and one of its hosts the Brown-and-yellow Marshbird *Pseudoleistes virescens*. Sixty-six percent of the nests were parasitized (50% single and 50% with multiple parasitism, range 2-8 eggs). At least in 60% of the cases, multiple-parasitism occurred as a result of more than one female cowbird laying eggs in the same nest. Seventy-eight percent of the parasitic events took place during the egg-laying period of the host. The average incubations periods for the parasite and host eggs were 12 and 14 days, respectively. As a consequence, parasite nestlings hatched first and were not outcompeted for food by their bigger nestmates.

The main cost of parasitism was produced by the egg-pecking behaviour of the parasitic female. When they were more than 3 parasitic eggs, host eggs that remained in the nest had a lower probability of reaching the fledgling stage.

Although in the study area approximately 24% of the Shiny cowbird eggs were white-immaculate, only 4% of the cowbird eggs found in Brown-and-Yellow Marshbird active nests were white-immaculate. Artificial parasitism experiments showed that the host rejects white eggs. The parasite females that laid white eggs did not avoid parasitizing Brown-and-yellow Marshbird nests.

Using stuffed models of Shiny Cowbirds and a neutral species, I found that Brown-and-yellow Marshbird recognised and attacked the parasites when they were near the nest. Nest defence was unsuccessful because Brown-and-yellow Marshbirds were near their nest only 35% of the time during egg-laying. I discuss that female energy constraints during egg-laying and male mate-guarding are responsible for Brown-and-yellow Marshbirds not attending the nest more efficiently during the egg-laying period.

Key words: Brood parasitism, generalist brood parasite, *Molothrus bonariensis*, host, *Pseudoleistes virescens*, costs of the parasitism, brood parasite strategies, host defence, egg-rejecter, nest-defence.

Capítulo 1

Introducción General

1.1 Cuidado parental y parasitismo de cría.

El cuidado parental puede definirse como todo aquel comportamiento, usualmente a cargo de los padres, que aumenta la supervivencia de las crías (Trivers 1972, Clutton-Brock 1991). En su sentido más amplio el cuidado parental incluye la preparación de nidos, la producción y cuidado de los huevos, el cuidado y alimentación de las crías antes y después del nacimiento, y su cuidado luego de que éstas se alimentan por sí mismas (Clutton-Brock 1991).

El cuidado parental puede resultar muy costoso en términos de tiempo y energía, por lo que algunos adultos reducen su costo usando los recursos tomados por otros individuos, ya sea de su misma u otra especie. La explotación más simple es el kleptoparasitismo. Dentro de esta denominación se incluye la usurpación de nidos que realizan ciertos insectos sociales (Eickwort 1975) y aves (Robinson 1985), y el robo de la presa capturada descrito en algunas aves coloniales (Brockmann & Barnard 1979). La forma de explotación más compleja lo constituye el parasitismo de cría. En este caso, las crías de los llamados parásitos de cría reciben prácticamente todo el cuidado parental por parte de otros individuos no emparentados, los hospedadores (Wilson 1980, Rothstein 1990). En esta situación, el cuidado parental realizado por parte de los padres biológicos se reduce a la producción de huevos y la posterior ubicación de los mismos en el hospedador adecuado.

El parasitismo de cría ha sido descrito tanto en Hymenoptera (Wilson 1980) y Coleoptera (Tallamy 1986) dentro de los invertebrados; como en peces (McKaye 1985, Sato 1986) y aves (Friedmann 1929, 1955, Hamilton & Orians 1965, Payne 1977a) dentro de los vertebrados. En la mayoría de los casos descritos, el parásito y el hospedador pertenecen a la misma especie por lo que se lo denomina

parasitismo intraespecífico. En Hymenoptera y aves se han descrito además parásitos interespecíficos, es decir, parásitos de cría que utilizan a otras especies como hospedadores (Davies *et al* 1989).

1.2 Cuidado parental en aves.

Sobre un total de aproximadamente 8500 especies de aves actuales, prácticamente en todas aquellas cuya biología reproductiva ha sido estudiada existe algún tipo de cuidado parental más allá de la producción de huevos. El cuidado parental normalmente incluye la defensa del territorio, la construcción del nido y su defensa frente a predadores, la incubación de los huevos, y la entrega de calor y alimento a los pichones hasta que éstos puedan valerse por sí mismos. Como la inversión parental que deben realizar las aves es muy grande, el cuidado biparental es la regla en este grupo (más del 90 % de las especies estudiadas: Lack 1968). En unas 85 especies, casi todas con un sistema de apareamiento poligínico de lek, el macho no interviene en el cuidado de los huevos o pichones, mientras que en aproximadamente 30 especies (principalmente Tinamiformes y Ratites), el macho sin la intervención de la hembra realiza todo el cuidado parental (Silver *et al* 1985).

Paralelamente, unas pocas especies de aves han reducido al mínimo la inversión parental que realizan luego de la producción de los huevos. Por un lado, mediante la capacidad de aprovechar fuentes de calor externas para la incubación, y de poseer pichones completamente autosuficientes desde la eclosión, casi la mitad de las 19 especies de Megapodios (Galliformes) se limitan a enterrar los huevos que son incubados por el calor solar o geotérmico (Jones & Birks 1992). Por otro lado, las aves parásitas de cría ponen sus huevos en el nido de otros individuos -los hospedadores- que realizan la totalidad de la incubación y cuidado posterior de los pichones parásitos. A pesar de que no poseen huevos o pichones adaptados a requerir un menor cuidado parental para su completo desarrollo, las aproximadamente 85 especies de parásitos de cría obligados han eliminado prácticamente toda su inversión parental posterior a la producción de huevos.

1.3 Generalidades del parasitismo de cría en aves.

En este grupo se han descrito tanto casos de parasitismo intraespecífico (80 especies Yom-Tov 1980, MacWritter 1989) como interespecífico (120 especies, Lyon & Eadie 1991). En el caso del parasitismo intraespecífico, los huevos de hospedador y parásito muchas veces son indistinguibles entre sí para los observadores, lo que hace que este tipo de parasitismo sea de difícil detección y pueda estar subestimado. Recientemente ha aumentado el número de registros de

parasitismo intraespecífico a partir de estudios más detallados y del uso de nuevas técnicas como por ejemplo el bandeo de ADN (MacWriiter 1989). Esta estrategia es particularmente común entre los patos y gansos (Anseriformes), aunque también ha sido descrita en Passeriformes que nidifican en colonias (ej: golondrinas, estorninos). En la forma más común, las hembras parásitas atienden su propio nido a la vez que depositan algunos huevos en nidos de otras hembras (Evans 1988, Brown & Brown 1989, Petrie & Møller 1991). En un caso al menos, Forslund y Larsson (1995) observaron que ninguna de las hembras parásitas del ganso *Branta leucopsis* construyen nido durante la temporada reproductiva en la que parasitan, aunque lo habían hecho en temporadas anteriores.

Ninguna especie o población puede estar formada exclusivamente por individuos parásitos, por lo que el parasitismo intraespecífico es siempre una estrategia facultativa. En cambio, el parasitismo de cría interespecífico se divide en obligatorio, cuando dentro de la especie todos los individuos se limitan a producir huevos y a seleccionar al hospedador adecuado, y facultativo cuando la especie parásita incluye individuos que alternativamente pueden ser parásitos o desarrollar una cría normal. En las especies con parasitismo facultativo no se ha perdido completamente el comportamiento parental luego de la puesta de los huevos.

1.4 Origen y evolución del parasitismo de cría en aves.

El tiempo y energía que un individuo dispone para la reproducción es asignado a la formación de huevos y al cuidado parental posterior que necesiten esos huevos y pichones. La inversión parental requerida luego de la puesta podría destinarse a producir más huevos; por lo que el cuidado parental posterior de esos huevos actúa limitando la fecundidad individual. La estrategia del parasitismo de cría conlleva a que los parásitos se desvinculen del cuidado parental posterior por lo que, potencialmente, cuentan con más energía para aumentar su producción de huevos.

Sin embargo, ese aumento en el número de huevos puede no traducirse en un aumento de igual magnitud en el número de pichones. Si el cuidado parental que recibe por parte de los hospedadores es de menor calidad que el que pueden proveerle los padres biológicos, cada huevo parásito puede producir un menor número de crías que las que produce un huevo no parásito. En este escenario, el parasitismo de cría obligatorio sólo evolucionaría cuando la ganancia relativa en fecundidad excediera la reducción relativa del éxito de los huevos parásitos (Lyon & Eadi 1991).

Rothstein (1990) sugiere que el parasitismo interespecífico obligatorio ha evolucionado independientemente en 7 grupos taxonómicos pertenecientes a 3 órdenes (Tablas 1.1 y 1.2). Dentro de los Cuculiformes habría surgido en dos subfamilias (Cuculinae y Neomorphinae); dentro de los Piciformes en los Indicatoridae parásitos y dentro de los Anseriformes en el pato de cabeza negra *Heteroneta attricapilla*. Entre los Passeriformes habría evolucionado independientemente en dos géneros de la familia Ploceidae (*Anamalospiza imberhis* y los *Vidua*), y en los tordos parásitos (Emberizidae, Icterinae).

Sólo un 1% del total de especies de aves estudiadas son parásitos de cría obligatorios. Sin embargo, como varios parásitos son extremadamente generalistas en cuanto a la selección de hospedadores, esta estrategia afecta el éxito reproductivo de un gran número de especies de aves (principalmente Passeriformes).

Los primeros trabajos que discuten el origen del parasitismo de cría, de forma a veces implícita, proponen al parasitismo interespecífico facultativo como un paso evolutivo intermedio hacia el parasitismo obligatorio (Friedmann 1929, Weller 1959, Hamilton & Orians 1965, Lack 1968). En cambio, Lyon y Eadi (1991) consideran que ambos comportamientos representan puntos finales de historias evolutivas distintas y que estarían influenciados principalmente por los beneficios de cada estrategia en relación con la inversión parental requerida luego de la puesta del huevo. La inversión parental luego de la eclosión está condicionada al tipo de desarrollo de los pichones que puede ser altricial o precocial. Los pichones precociales son aquellos que nacen cubiertos de plumón, con los ojos abiertos y que abandonan el nido en 1–2 días alimentándose por su cuenta. En este caso el cuidado parental luego de la eclosión de los pichones se reduce a su protección frente a predadores. Los pichones altriciales nacen ciegos, prácticamente desnudos e imposibilitados de abandonar el nido. Ellos requieren de altas tasas de entrega de alimento para su acelerado desarrollo en el nido y aún luego de abandonarlo hasta que puedan alimentarse por sí mismos. Al desvincularse del cuidado posterior de los huevos, los parásitos de cría altriciales aumentan su fecundidad relativa de tal modo que el parasitismo obligatorio se ve favorecido frente al facultativo. Los parásitos de cría precociales en cambio, ganan poco en términos de fecundidad relativa y esa ganancia puede adquirirse mediante el parasitismo facultativo (Lyon & Eadi 1991).

En forma consistente con esta hipótesis, los parásitos facultativos son mayormente precociales (33/35 especies); mientras que los obligados son casi exclusivamente altriciales (84/85 especies) (Payne 1977a, Lyon & Eadi 1991).

1.5 Estrategias de las aves parásitas de cría

El éxito de un parásito de cría interespecífico obligado reside en que éste logre colocar sus huevos seleccionando el hospedador y el momento adecuados. Usualmente la detección del nido se realiza durante la construcción del mismo (Friedmann 1929, Norman & Robertson 1975, Davies & Brooke 1988). El horario en que parasitan coincidiría con el de mayor desatención del nido, cuando los hospedadores están alimentándose (Davies & Brooke 1988, Neudorf & Sealy 1994); ya sea a la mañana muy temprano como en algunos tordos parásitos (Scott 1991) o antes del anochecer como en el cucu común, *Cuculus canorus* (Cuculinae) (Davies & Brooke 1988). Este comportamiento podría haber evolucionado en el parásito para evitar ser detectado por los dueños del nido. Tanto en los cuclillos como en los tordos parásitos, el tiempo requerido para la oviposición es notablemente corto, entre 6 y 30 segundos (Brooker *et al* 1988, Davies & Brooke 1988, Scott 1990, Soler 1990), contrastando con los 20-50 minutos de las especies no parásitas (Sealy *et al* 1995). La hembra parásita pica o remueve usualmente uno o más huevos del nido parasitado, comportamiento que podría aumentar el éxito de su propio huevo (Payne 1977a, Rothstein 1990, Sealy 1992). Los huevos de algunos cuclillos parásitos son más chicos que lo esperado según el tamaño corporal de los adultos lo que aseguraría la correcta incubación por parte de hospedadores pequeños (Davies & Brooke 1988). Los períodos de incubación pueden ser más cortos que los de sus hospedadores (Briskie & Sealy 1990), en el caso de los huevos de los cuclillos porque se preincuban durante 24 hs dentro del oviducto materno (Liversidge 1961, Payne 1973). Finalmente, algunos pichones parásitos expulsan a los demás huevos y/o pichones, o matan a los pichones que pudiera haber en el nido, quedando como únicos receptores de la totalidad de la inversión parental de sus hospedadores (Tabla 1.1).

1.6 a Costos del parasitismo y mecanismos de defensa de los hospedadores

El parasitismo de cría en aves ha sido considerado durante mucho tiempo como un sistema ideal para el estudio de la coevolución parásito-hospedador (Hamilton & Orians 1965; Davies & Brooke 1989 a y b, Rothstein 1990). En el parasitismo de cría obligatorio el parásito depende enteramente del hospedador para su reproducción y éste, a su vez, ve disminuido su éxito reproductivo, en distinto grado, por efecto del parásito (Payne 1977a, Rothstein 1990). Si las adaptaciones al parasitismo incluyen algún tipo de comportamiento agresivo del pichón parásito hacia huevos y/o pichones del hospedador, las pérdidas en nidadas parasitadas donde eclosionó el pichón parásito son completas (la mayoría de los Cuculidae y todos los Indicatoridae parásitos, Tabla 1.1). Aún cuando el pichón parásito conviva con los pichones y huevos del hospedador (*Anamospiza*, *Vidua* y los tordos parásitos Tabla 1.1 y 1.2), las nidadas parasitadas producen un menor número de pichones volantes del hospedador que las nidadas sin parasitar (Friedmann 1929, Rothstein 1975 b, Payne 1977a, Rothstein 1990, Soler 1990). Por lo tanto, se sugiere que el parasitismo de cría podría ser una fuerte presión de selección a favor del desarrollo de mecanismos de defensa que minimicen la incidencia y el impacto del parasitismo en las especies hospedadoras (Rothstein 1975b, Payne 1977a, Davies & Brooke 1989 a y b, Rothstein 1990).

Una de las adaptaciones para neutralizar los costos del parasitismo más frecuente es el reconocimiento del huevo parásito cuando se halla en el nido (Rothstein 1975 a, Davies & Brooke 1988, Mosknes *et al* 1991). Especies que rechazan el huevo parásito se denominan especies rechazantes y si no lo rechazan se denominan especies aceptoras. Esta adaptación no evita los costos asociados al evento de parasitismo en sí, como por ejemplo la rotura o remoción de huevos por parte de la hembra parásita. El mecanismo antiparasitario más eficiente sería entonces impedir el acceso de la hembra parásita al nido. En ese sentido, varios hospedadores reconocen a la hembra parásita como un peligro potencial cuando ésta se halla cerca de su nido (Robertson & Norman 1976, 1977, Davies & Brooke 1988, Mosksnes *et al* 1990, Uyehara & Narins 1995).

Se ha descrito un único ejemplo en el que la presencia del pichón parásito en el nido podría resultar beneficiosa para los pichones del hospedador (Smith 1968, 1979). Este sistema involucra al tordo gigante *Scaphidura oryzivora* (Icterinae) que es parásito de cría de Ictéridos coloniales. Los pichones del tordo gigante limpiarían a los demás pichones que hubiera en nido de huevos y larvas de una mosca

ectoparásita (*Philornis* sp.) que es la principal causante de la mortalidad de esos pichones. Cuando la infección con la mosca ectoparásita es alta, las nidadas donde eclosionó el pichón de tordo gigante producirían más pichones volantes del hospedador que las nidadas sin pichón parásito. En este caso, las hembras hospedadoras que potencialmente se beneficiarían al ser parasitadas por el tordo gigante, no muestran agresividad alguna cuando la hembra parásita se acerca a su nido.

Sin embargo, dos estudios realizados con las mismas especies en áreas distintas a la del trabajo original no encuentran la misma tendencia (Robinson 1988, Webster 1994) y debido a los métodos poco claros que utiliza Smith, revisores posteriores toman a este ejemplo con recaudo (Mason 1980, Rothstein 1990, Lyon comunicación personal).

1.6 b Discriminación de los hospedadores a nivel de huevos y a nivel de pichones parásitos.

Los experimentos de parasitismo artificial, que consisten en colocar huevos parásitos en nidos de potenciales hospedadores, muestran que numerosas especies rechazan huevos distintos de los propios (Rothstein 1975 a, Davies & Brooke 1989a, Mosknes *et al* 1991). Los múltiples casos de mimetismo entre huevos parásitos y del hospedador (Tabla 1.1 y 1.2) han sido explicados como claros ejemplos de coevolución en el sistema parásito-hospedador (Rothstein 1977, Davies & Brooke 1989a, Rothstein 1990). Cuando las especies que rechazan huevos distintos a los suyos se enfrentan a la opción de alimentar a sus propios pichones y a los parásitos, los hospedadores no muestran ningún tipo de discriminación aún cuando las diferencias en algunos casos aparentan ser mucho más obvias a los ojos del observador (Davies & Brooke 1989b). Para explicar esta aparente paradoja y la existencia de pocos ejemplos de mimetismo entre pichones parásitos y del hospedador, se han propuesto hipótesis adaptativas y no adaptativas. Como una hipótesis adaptativa, se ha planteado que evolutivamente es más fácil que se desarrollen mecanismos de reconocimiento de huevos, ya que éstos permanecen inmutables durante toda la incubación, diferenciándose en ese sentido de los pichones que cambian drásticamente de aspecto a medida que van creciendo. Además, los errores en la discriminación que implicaran rechazar pichones propios son más costosos que los que se pagan al equivocarse a nivel huevos debido a que ya se ha realizado una inversión parental mayor (Davies & Brooke 1988).

Entre las hipótesis no adaptativas una presenta a los pichones parásitos como "supraestímulos" que manipularían a sus padres adoptivos (Dawkins & Krebs 1979). Tomando como ejemplo a los experimentos que muestran que algunas aves prefieren incubar huevos artificiales hasta 2 veces más grandes que los propios porque éstos actúan como supraestímulo (Tinbergen 1969), Dawkins y Krebs (1979) consideran que el comportamiento de pedido de los pichones parásitos manipularía positivamente el sistema nervioso central de los hospedadores creando una suerte de "adicción" de la que no pueden escapar.

Los experimentos realizados colocando pichones de especies no parásitas en nidos de hospedadores del cucú común, *Cuculus canorus* (Davies & Brooke 1989b) y del tordo cabeza marrón *Molothrus ater* (Eastzer *et al* 1980) muestran que en algunos casos pueden ser criados tan exitosamente como los verdaderos parásitos, por lo que no sustentan la hipótesis del "supraestímulo".

El hecho de que algunas especies hospedadoras presentaran niveles intermedios de rechazo hacia los huevos parásitos, hizo que se postulara la existencia de algún tipo de aprendizaje en el reconocimiento de sus huevos. En estas especies, los individuos necesitarían de un primer contacto para "memorizar" el aspecto de sus propios huevos. Este aprendizaje podría desarrollarse únicamente durante la primera reproducción o bien, podría repetirse en cada evento reproductivo de la vida del individuo (Rothstein 1974). En el primer caso, el nivel de aceptación hacia los huevos parásitos sería mayor durante la primera reproducción. Posteriormente, este mecanismo se verificó en un hospedador del cucú común en el que los individuos de un año de edad, que se distinguen por características del plumaje, presentaron mayores niveles de aceptación hacia los huevos parásitos que los adultos (Lotem *et al* 1992, 1995). Los modelos teóricos generados a partir de la confirmación de la existencia del aprendizaje en el reconocimiento de los huevos propios durante la primera temporada reproductiva, no se aplican al reconocimiento de pichones en los casos en que el pichón parásito agrede a los pichones del hospedador. Los huevos del parásito y del hospedador coexisten dentro del nido; no así los pichones; ya que el pichón parásito expulsa a los del hospedador al poco tiempo de nacer. Aún habiendo sido parasitado durante la primera reproducción lo que implicaría que el hospedador considerara a los huevos parásitos como propios, en futuras reproducciones aceptará tanto a sus huevos como a los parásitos. El éxito reproductivo del hospedador que fue parasitado durante la primera reproducción dependerá sólo de la frecuencia con la que es parasitado en el futuro. Si considerara como propios a los pichones que ve en la primera reproducción y es parasitado

exitosamente durante la misma, aprenderá a reconocer como propios sólo a los pichones parásitos. Cuando en futuras reproducciones no sea parasitado, sus pichones serán diferentes del pichón parásito, por lo que, los rechazará. En este caso, el éxito reproductivo del hospedador que fue parasitado durante la primera reproducción será igual a cero independientemente de que fuera parasitado o no en el futuro (Lotem 1993).

El reconocimiento de pichones ha sido descrito en especies semiprecociales de aves marinas que anidan en colonias (Buckley & Buckley 1972). En ese caso es importante para los padres reconocer a sus propias crías cuando regresan a alimentarlas porque éstas abandonan el nido tempranamente y son muy móviles. En las especies altriciales, no hay posibilidad de que los pichones abandonen el nido salvo cuando pasan a ser volantones por lo que no se seleccionaría evolutivamente el reconocimiento de pichones. Aparentemente, la conducta general entre las especies altriciales es la de alimentar a todo pichón que esté en su nido. Las únicas excepciones a esta conducta se observaron justamente en los sistemas en los que existe mimetismo a nivel de pichones. En el caso de los *Vidua*, en el que pichones del hospedador y del parásito poseen un patrón de manchas específico en el interior del pico, los hospedadores alimentan sólo a los pichones que poseen ese patrón (Nicolai 1974). El tordo músico *Molothrus badius* que es parasitado por un parásito de cría con pichones miméticos (tordo pico corto *M. rufoaxillaris*) y un parásito de cría con pichones no miméticos (tordo renegrado *M. bonariensis*), cría exitosamente a ambos parásitos mientras permanecen en el nido. Sin embargo, en cuanto lo abandonan, alimentaría preferentemente a los pichones miméticos del tordo pico corto (Fraga 1986).

1.7 Coevolución dentro del parasitismo de cría: carrera armamentista o equilibrio evolutivo?

Los mecanismos de defensa de los hospedadores como por ejemplo la agresión hacia los parásitos y la discriminación de huevos, seleccionan a su vez a favor de contraadaptaciones en el parásito, por ejemplo un rápido comportamiento de oviposición y el mimetismo de huevos (Davies & Brooke 1988, 1989; Rothstein 1990). Sin embargo, un gran número de especies hospedadoras estudiadas no muestra evidencias de haber desarrollado mecanismo de defensa alguno frente al parasitismo, o los individuos presentan distintos niveles de discriminación hacia los parásitos dentro de la misma población. Para explicar dicho fenómeno se han propuesto dos hipótesis principales. Una plantea que los parásitos de cría y sus

hospedadores están coevolucionando continuamente a través de una típica "carrera armamentista" de adaptaciones y contraadaptaciones mientras que según la hipótesis alternativa, han alcanzado algún tipo de equilibrio evolutivo.

Según la primera hipótesis, la aceptación de huevos y/o pichones parásitos es el resultado no adaptativo de un retardo evolutivo en el desarrollo de contraadaptaciones al parasitismo por parte de los hospedadores (Rothstein 1982, Brooke & Davies 1988, Davies *et al* 1989, Rothstein 1990). Este tipo de retardo sería fácilmente explicable debido a la asimetría planteada dentro de la carrera armamentista. El parásito necesariamente tiene que haber sido aceptado como huevo y criado exitosamente como pichón para llegar a reproducirse. En cambio, el hospedador aún cuando sea parasitado exitosamente por un parásito cuyo pichón agrade a sus pichones al nacer, tiene una alta probabilidad de reproducirse exitosamente en años sucesivos (Dawkins & Krebs 1979).

De acuerdo con la hipótesis del equilibrio evolutivo, la interacción parásito-hospedador ha evolucionado hacia un equilibrio evolutivo en el cual el parásito es aceptado al menos por algunos individuos de la especie hospedadora. Este equilibrio sería el resultado de un balance adaptativo entre los costos y beneficios de la discriminación hacia los parásitos que son la consecuencia de las variables que intervienen en el desarrollo de los comportamientos de defensa del hospedador. Por ejemplo, los costos asociados a la remoción de los huevos parásitos pueden ser en promedio, mayores que el de aceptar y criar al pichón parásito (Rohwer & Spaw 1988, Røskft *et al* , 1990, 1993). El parecido entre los huevos parásitos y los del hospedador hace que la probabilidad de incurrir en un error de discriminación que implique el rechazo de huevos propios, sea muy alta, penalizando así a los individuos que rechazan huevos (Marchetti 1992). Si los hospedadores requieren de algún mecanismo de aprendizaje para reconocer a sus propios huevos (Victoria 1972, Lotem *et al* 1992, 1995), los parásitos podrían explotar justamente a aquellos individuos que aún no han aprendido a discriminar entre sus huevos y los del parásito; por ejemplo los individuos que se reproducen por primera vez (Lotem *et al* 1992). Por otra parte, según la llamada "hipótesis de la mafia" algunas hembras parásitas monitorearían los nidos luego de parasitarlos. Cuando detectan que el huevo parásito fue removido, predan sobre el nido (Zahavi 1979). Este comportamiento resultaría en un muy bajo éxito reproductivo para los hospedadores que rechazan los huevos parásitos y por lo tanto, impediría la evolución de mecanismos discriminatorios en su población (Soler *et al* 1995).

1.8 Objetivos Generales.

El objetivo general de esta Tesis es analizar la interacción entre un parásito de cría generalista el tordo renegrado *Molothrus bonariensis*, y uno de sus hospedadores el pecho amarillo *Pseudoleistes virescens*. Ambas especies pertenecen a la misma subfamilia (Icterinae) y superponen ampliamente sus áreas de distribución (el área de distribución del parásito incluye completamente a la del hospedador). El tipo de ambiente que habitan hace suponer que son simpátricas de larga data. La vieja simpatria de estas especies habría favorecido el desarrollo de adaptaciones y contradaptaciones al parasitismo de cría. El tordo renegrado es extremadamente generalista en cuanto a la selección de hospedadores (más de 200 especies registradas, Friedmann & Kiff 1985), pero es prácticamente el único parásito de cría al que se enfrenta el pecho amarillo.

Luego de presentar la información bibliográfica existente acerca de la biología general de ambas especies (capítulo 2); en los capítulos siguientes se analiza la interacción del pecho amarillo y el tordo renegrado.

En el capítulo 3 se presenta información general sobre la biología reproductiva del pecho amarillo y del tordo renegrado.

En el capítulo 4 se analizan el comportamiento y las adaptaciones del tordo renegrado al parasitismo de cría a través de su interacción con el pecho amarillo. El análisis de los comportamientos y adaptaciones se subdivide entre los que involucran directamente a la hembra parásita (remoción de huevos y sincronización de la puesta con la hembra hospedadora), al huevo, y al pichón parásito. El monitoreo intensivo de los nidos del pecho amarillo permite una aproximación más exacta al estudio de ciertos comportamientos del parásito como por ejemplo la remoción de huevos del hospedador, la sincronización de la puesta con la hembra hospedadora y la frecuencia de parasitismo de un nido por más de una hembra parásita.

En el capítulo 5 se analiza el efecto del parasitismo de cría sobre el éxito reproductivo del pecho amarillo. Posteriormente, se identifica qué etapa del evento de parasitismo (comportamiento de la hembra parásita, presencia del huevo parásito en el nido o nacimiento del pichón parásito) es la principal variable que afecta éxito reproductivo del hospedador en los nidos parasitados.

En el capítulo 6 se analizan los mecanismos de defensa que posee el pecho amarillo para enfrentar al parasitismo de cría del tordo renegrado. Se estudia qué costos del

parasitismo neutralizaría cada mecanismo de defensa encontrado y se hipotetiza por qué no se desarrollaron otros mecanismos más eficientes.

En el capítulo 7, se resumen las conclusiones generales del estudio.

A modo de apéndice, se presenta datos sobre el parasitismo ocasional del tordo pico corto *Molothrus rufoaxillaris*, en el mismo hospedador.

	Anatidae ¹	Neomorphinae ²	Cuculinae ³	Indicatoridae ⁴	Viduinidae ⁵	Ploceidae ⁶	Icterinae ⁷
Especies (Nº)	1	3	47	11	12	1	5
Distribución	S. América	S. América	África y Eurasia	África y Asia	África	África	América
Principales hospedadores	Gallaretas (Rallidae)	Furnáridos (Furnaridae) y tiránidos (Tyrannidae)	Pequeños Passeriformes	Carpinteros (Picidae) y chaboclos (Capitoninae)	Estrilidae	Sylviidae	Otros Icteridos, Passeriformes
Parásito se cría con los demás pichones	No	No	No ^{*1}	No	Si	No	Si
Pichón agrede a los demás pichones	No	Si	Si ^{*1}	Si	No	No	No
Huevos miméticos	No	No	Si ^{*2}	No	Si	No	No
Pichones miméticos	No	No	No ^{*3}	No	Si	No	No

Tabla 1.1: Características principales de los 7 grupos de aves en los que el parasitismo de cría habría evolucionado independientemente. Modificado a partir de Brooke (1991).

^{*1} Excepto *Clamator*, ^{*2} Ha sido descrito en las especies de *Cuculus* estudiadas y en la mayoría de las especies de *Chrysocolaptes*.

^{*3} Lack (1968) considera que podría existir en dos especies del género *Clamator*, y Gill (1983) lo hipotetiza para una especie de *Chrysocolaptes*.
Fuentes: ¹ Weller (1968); ² Morton y Farabaugh (1979); Salvador (1982); ³ Jensen y Vernon (1970); Payne (1973), Gill (1983), Davies y Brooke (1988), Brooker y Brooker (1989, 1991); ⁴ Friedmann (1955); ⁵, ⁶ Friedmann (1960); Payne (1977b);
⁷ Ver Tabla 1.2

Especie	Tordo bronceado ¹ (<i>Molothrus aeneus</i>)	Tordo cabeza marrón ² (<i>Molothrus ater</i>)	Tordo renegrido ³ (<i>Molothrus bonariensis</i>)	Tordo pico corto ⁴ (<i>Molothrus rufocavillaris</i>)	Tordo gigante ⁵ (<i>Scaphidura oryzivora</i>)
Distribución	Sur de Texas, México América Central, Caribe Colombiano.	Sur de Canadá, Estados Unidos y norte de México.	Sudamérica hasta el norte de la Patagonia excepto andes de altura y selva Amazónica. Antillas.	Sur de Bolivia, Paraguay, norte y centro de Argentina, Uruguay y áreas vecinas de Brasil.	Sureste de México hasta el noreste de Argentina.
Hábitat	Campos, arbustales, y bosques abiertos.	Llanuras, praderas y bosques abiertos.	Llanuras, praderas y bosques abiertos.	Campos, arbustales y bosques abiertos.	Bosques húmedos y semihúmedos.
Subespecies	4	4	7	1	2
Plumaje	Dimórfico	Dimórfico	Dimórfico	Monomórfico	Dimórfico
Hospedadores	77	220	201	3	7
Hospedadores efectivos	28	144	53	3	7
Polimorfismo de huevos	No	No	Si	No	Si
Huevos miméticos	No	No	No	Si	Si
Pichones miméticos	No	No	No	Si	No

Tabla 1.2: Características principales de las cinco especies de tordos parásitos de cría pertenecientes a la subfamilia Icterinae.

Hospedadores se refiere a especies parasitadas; hospedadores efectivos son aquellos que crían exitosamente a los pichones parásitos.

Fuentes: ¹ 2, ³ 3, ⁴ 4, ⁵ 5 Friedmann (1929, 1963); ¹ 2, ³ 3, ⁴ 4 Friedmann *et al* (1977), Friedmann y Kiff (1985), ¹ 3, ⁴ 4, ⁵ 5 Ridgely y Tudor (1989).

¹ Carter (1986), ² Mayfield (1965); ³ Hudson (1920), Post y Wiley (1977b), Post *et al* (1993).

⁴ Hudson (1920), Fraga (1979, 1983), Sick (1985), Fraga (1986, en prensa), Mermoz y Reboresda (1996), ⁵ Smith (1968), Fleischer y Smith (1992).

Capítulo 2

Biología general de las especies y área de estudio.

2.1 Icterinae: filogenia y generalidades

La subfamilia Icterinae (Emberizidae) está restringida exclusivamente al continente Americano. Comprende 23 géneros con 93 especies que se distribuyen desde Alaska hasta la Patagonia y ocupan una gran variedad de ambientes (Blake 1968, Howard & Moore 1984). Este grupo se habría originado en la región pampeana de Argentina y Uruguay a partir de un antecesor semejante a los demás Emberizidae, con pico corto y fuerte adaptado para romper semillas (Beecher 1950). Los miembros de esta subfamilia ocupan actualmente todos los nichos alimentarios posibles entre los Passeriformes. Esta radiación adaptativa sería el resultado de la adquisición de una mayor movilidad del pico con respecto al cráneo en sentido vertical acompañada de una variada morfología de los picos y de una fuerte musculatura (Beecher 1951).

Dentro de esta subfamilia están incluidas las 5 especies de tordos parásitos. El género *Molothrus* incluye 5 especies de las cuales 4 son parásitos de cría obligados y sólo una *M. badius*, cría a sus propios pichones. Un estudio reciente sobre la filogenia de este género basado en técnicas de secuenciación de ADN mitocondrial (Lanyon 1992), revela que el parasitismo de cría en los tordos parásitos (4 especies en *Molothrus* junto con *Scaphidura oryzivora*) tendría un origen único. La única especie no parásita del género *Molothrus* (*M. badius*), no está más cerca filogenéticamente de los tordos parásitos que los Ictéridos de otros géneros (Lanyon 1992). Asimismo, la filogenia obtenida apoya la hipótesis de que la especialización en uno (*M. rufoaxillaris*) o pocos hospedadores (*Scaphidura oryzivora* y *M. aeneus*)

bonariensis) la condición más evolucionada. Por otra parte, dado que *Scaphidura oryzivora* hace de taxón hermano entre 2 grupos de *Molothrus* parásitos, probablemente se produzcan cambios en la nomenclatura de algunas de las especies involucradas (Lanyon 1992).

2.2 Biología general del parásito de cría: el tordo renegrado, *Molothrus bonariensis*.

El tordo renegrado, *Molothrus bonariensis* es una de las cinco especies de parásitos de cría pertenecientes a la subfamilia Icterinae. Esta especie incluye siete subespecies reconocidas actualmente (*M. b. bonariensis*, *M. b. aequatorialis*, *M. b. cabanisii*, *M. b. minimus*, *M. b. riparius*, *M. b. occidentalis* y *M. b. venezualensis*) que ocupan gran parte de Sudamérica (Howard & Moore 1984, Figura 2.1).

Historicamente, su distribución estaba asociada a zonas de pastizal y bosques abiertos del centro-sur de Sudamérica hasta el norte de la Patagonia; costas de Perú, Ecuador, Colombia y Venezuela; las Guyanas y la isla de Trinidad en el Caribe (Friedmann 1929, Figura 2.1 a). Su área de distribución actual se ha extendido notablemente debido a la transformación de bosques en pastizales para la ganadería, el aumento de la oferta de alimento por cultivo de granos como arroz y mijo (Post *et al* 1990), y quizás su introducción a áreas previamente no ocupadas debido a escapes accidentales como ave de jaula (Friedmann 1929). Actualmente sólo está ausente en los Andes de altura, sur de Patagonia y áreas no explotadas de la selva Amazónica (Ridgely & Tudor 1989, Figura 2.1). La subespecie *M. b. minimus* ha invadido las Antillas (Post & Wiley 1977, Wiley 1985) y ha llegado hasta la península de la Florida en América del Norte (Post *et al* 1993, Figura 2.1 b). Paralelamente, la subespecie *M. b. bonariensis* probablemente introducida en Chile, está extendiendo su área de distribución más al sur en la Patagonia y hacia el norte en áreas anteriormente ocupadas por bosques siguiendo el avance de la frontera agropecuaria (Figura 2.1 c)

Existen diferencias de tamaño de los individuos según la subespecie; siendo *M. b. cabanisi* la de mayor tamaño y *M. b. minimus* la menor (Friedmann 1929, Ridgely & Tudor 1989). Los machos son de mayor tamaño y de color negro con brillo metálico; mientras que las hembras son más pequeñas y de color gris oscuro (Figura 2.2). En algunas áreas se han descrito hembras de color negro y

Figura 2.1:

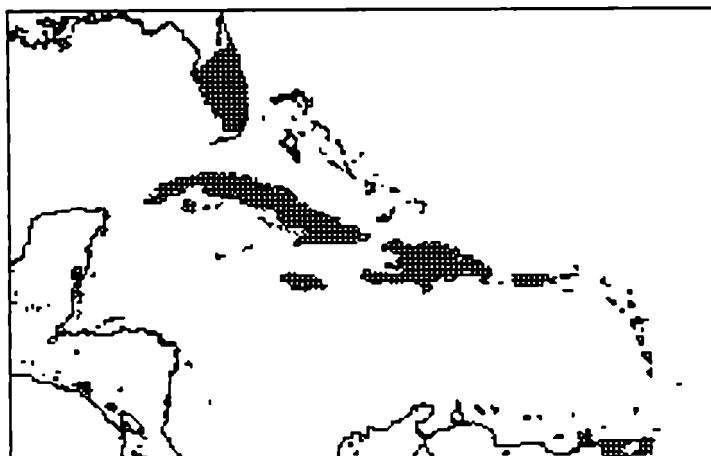
a) Distribución histórica de las 7 subespecies del tordo renegrido, *Molothrus bonariensis*.

b) Expansión de la subespecie *M.b. minimus*.

c) Expansión de la subespecie *M. b. bonariensis*.

Basado en Friedmann (1929), Cruz *et al* (1985), Ridgely & Tudor (1989) y Post *et al* (1993).

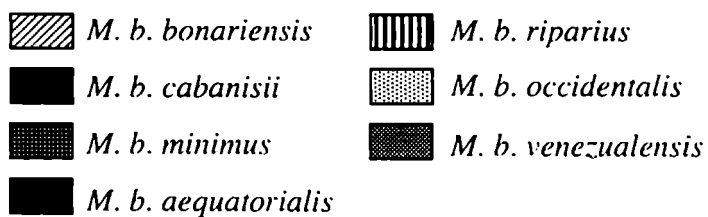
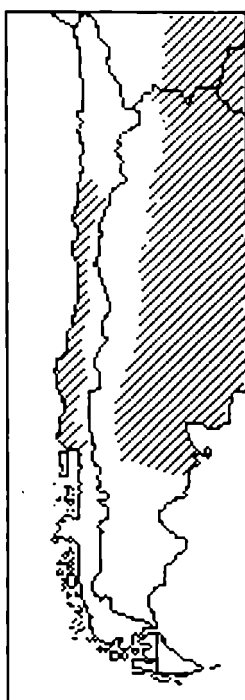
b)



a)



c)



sin brillo (Hellmayr 1937). Los adultos se alimentan principalmente en el suelo de insectos y granos, aunque aparentemente prefieren los insectos. Los granos que consumen provienen principalmente de la alimentación intensiva de ganado y sólo provocaría daños importantes en el cultivo del arroz (Friedmann 1929).

Forman bandadas numerosas que son residentes todo el año. Muchas veces se alimentan asociadas al ganado que al moverse espanta a los insectos facilitando su captura. En invierno, puede asociarse con otros Ictéridos formando bandadas mixtas que confluyen a sitios de alimentación comunes (Sclater & Hudson 1898, Friedmann 1929, Weller 1967). Durante la noche se agrupan en dormideros; sitios en árboles u otras estructuras a donde confluyen hasta varios miles de individuos (Feare & Zaccagnini 1993). Durante la estación no reproductiva, en los dormideros puede asociarse con otros Ictéridos (Post & Willey 1977a).

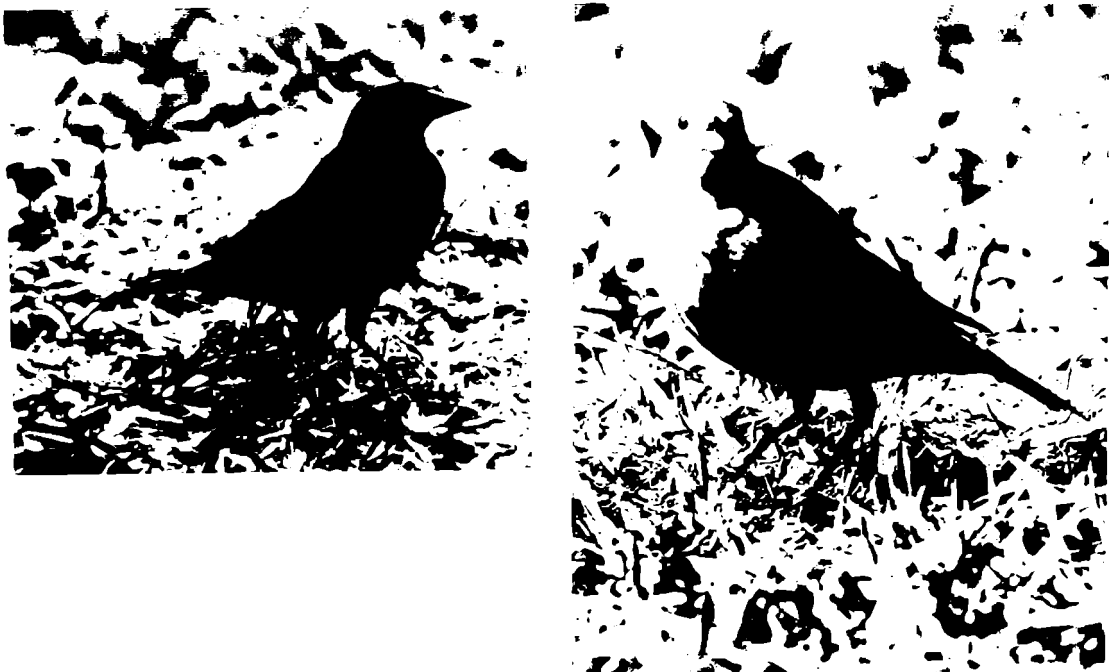


Figura 2.2: Adultos de tordo renegrado (*M. b. bonariensis*) macho (izquierda) y hembra (derecha).

2.2.1 Reproducción .

El tordo renegrado es un parásito generalista. Sus huevos se encontraron en nidos de 212 especies de aves y unas 59 de ellas son hospedadores efectivos, es decir que crían con éxito sus pichones (Tabla 2.1).

Familia o Subfamilia	Hospedadores	Hospedadores efectivos
Columbidae (48)	3	0
Picidae (82)	1	0
Crotophaginae (4)	1	0
Dendrocolaptinae (46)	1	0
Furnariinae (230)	25	4
Thamnophilidae (194)	3	1
Rhinocryptidae (30)	1	0
Tyririnae (22)	3	1
Tyranninae (290)	36	12
Cotinginae (63)	1	0
Hirundininae (25)	2	1
Troglodytinae (45)	8	4
Sturnidae (11)	7	4
Turdinae (38)	10	2
Poliophtilinae (8)	1	1
Motacilinae (7)	3	0
Fringilidae (13)	2	1
Vireonidae (26)	5	2
Icterinae (65)	32	11
Parulidae (68)	5	1
Emberizidae (422)	60	14
<i>Passer domesticus</i> *	1	0
<i>Lunchura cucullata</i> *	1	0
Total	212	59

Tabla 2.1: Número de especies parasitadas (hospedadores) y número de especies que lograron criar con éxito a volantones del tordo renegrido (hospedadores efectivos) distribuidas por familias o subfamilias. Entre paréntesis acompañando a las familias y subfamilias, se indica el número de especies citadas para Sudamérica. El * indica que se trata de especies no nativas, introducidas por el hombre.

Basado en Friedmann y Kiff (1985); actualizado a partir de: Wiley (1985), Fraga (1986), Post *et al* (1990), De la Peña (1995) y Massoni y Reboreda (1995).

La temporada reproductiva en la provincia de Buenos Aires abarca desde mediados de septiembre hasta enero-febrero (Hudson 1874, Friedmann 1929, Fraga 1982). El sistema de apareamiento no está bien determinado. Friedmann (1929) considera que sería monógamo pero llega a esta conclusión a partir de observaciones ocasionales sin individuos marcados. Otro estudio considera que el sistema de apareamiento es promiscuo, pero se basa únicamente en la frecuencia de recapturas en trampas-cebo de parejas de individuos marcados (Mason 1987). En el tordo cabeza marrón, *M. ater*, estudios realizados a partir de individuos marcados reportan un sistema de apareamiento promiscuo (Elliot 1980), monógamo con casos de poliginia (Teather & Robertson 1986) y completamente monógamo (Dufty 1982 a y b). Probablemente el sistema de apareamiento flexible esté correlacionado con variables ecológicas que incluirían tanto el tipo de ambiente que podría condicionar la distribución de hospedadores (Elliot 1980), como la relación de sexos (Teather & Robertson 1986).

A diferencia del tordo cabeza marrón *M. ater*, las hembras del tordo renegrido no defenderían áreas de nidificación de potenciales hospedadores (Friedmann 1929, Fraga 1978, Dufty 1982 b, Darley 1983, Fraga 1985, Smith & Arcese 1994, pero ver Fleisher 1985). La búsqueda de nidos a parasitar quedaría a cargo de la hembra y estaría restringida a horas de la mañana (Hoy & Ottow 1964, Post & Wiley 1977 a, Fraga 1985). La localización de los mismos se realizaría mediante la observación silenciosa de los potenciales hospedadores, principalmente durante la construcción del nido (Fraga 1985, Wiley 1988). Se han descrito también comportamientos más activos como por ejemplo vuelos rasantes que al espantar a la hembra de la especie hospedadora permitiría descubrir la localización del nido (Wiley 1988). Este último comportamiento se realizaría cuando las hembras parásitas se movilizan en grupos.

En la mayoría de las hembras de los Passeriformes, el ovario y oviducto izquierdos que son los únicos funcionales, se retraen luego de producir un número de huevos que coincide con el tamaño de puesta (Lewis 1975, Farner & Wingfield 1980). Esto determina que existan intervalos de 5 días como mínimo entre la pérdida de un nido y la puesta del primer huevo en el nido de reemplazo (Dixon 1978). Al menos en el tordo cabeza marrón *M. ater*, no existe remisión del ovario u oviducto y los intervalos entre puestas de 1–4 huevos se reducen a 1–2 días (Scott & Ankey 1983). La producción media de huevos en esta especie se estima en 0.7 huevos/día (Scott & Ankey 1979). De acuerdo con la longitud de la estación reproductiva, la fecundidad anual de las hembras podría oscilar alrededor de los 30–50 huevos al año (Scott & Ankney 1980).

En el tordo renegrado *M. bonariensis* los tamaños de puesta se estimaron en 4–5 huevos (Davis 1942). En un estudio sobre la subespecie *M. b. minimus* realizado en Colombia donde la temporada reproductiva abarca 9 meses, la producción diaria de huevos se estimó en 0.66 huevos/día (Kattan 1993).

2.2.2 Huevos y pichones.

Se han descrito 2 morfos principales para la coloración de los huevos. El denominado manchado es el más abundante y único presente en gran parte del área de distribución de la especie. Los huevos incluidos dentro de esta denominación son de fondo blanco, grisáceo o marrón claro, con manchas de tamaño y coloración variables distribuidas uniformemente. En el este de Argentina, Uruguay y sureste de Brasil se ha descrito además la presencia del morfo blanco: huevos completamente blancos y sin manchas (Hudson 1874, Friedmann 1929, Figura 2.3).

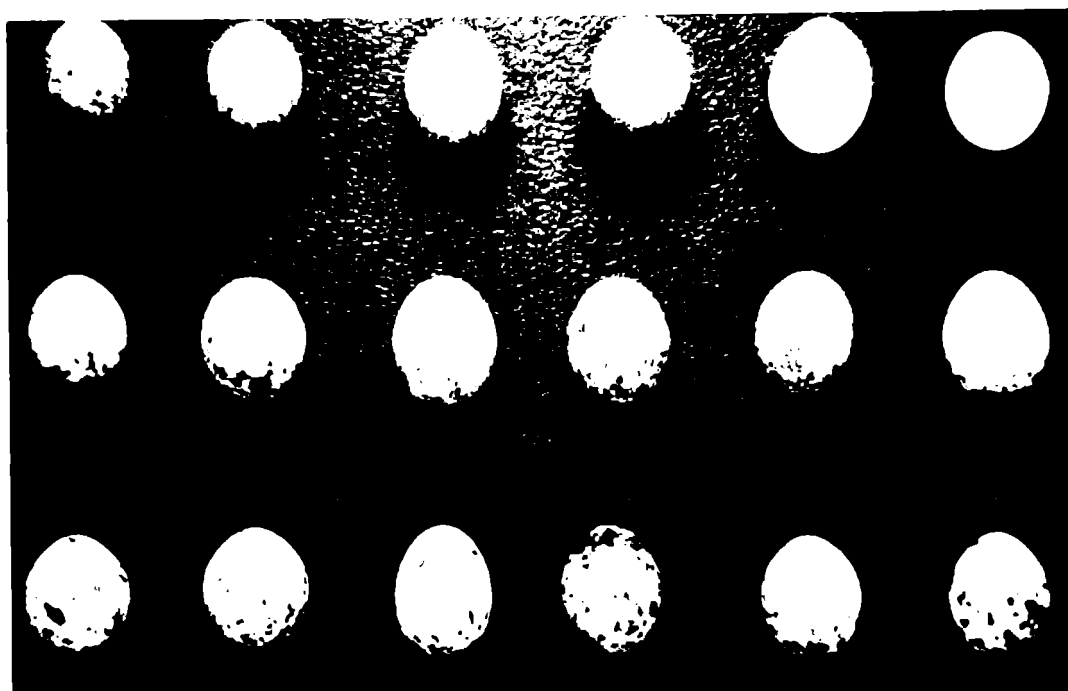


Figura 2.3: Variación en la coloración de los huevos de tordo renegrado hallados en nidos de pecho amarillo (Loc. General Lavalle).

En Argentina, la frecuencia del morfo blanco de coloración llega al 50 % en algunas localidades (ej: Lobos provincia de Buenos Aires, Fraga 1978); va disminuyendo hacia el noroeste (12% en Villa María, Córdoba, Salvador 1983) hasta aparentemente desaparecer en Tucumán (King 1973) y Salta (Hoy & Ottow 1964). Dentro del área de distribución del morfo blanco, podría considerarse a un tercer

morfo denominado intermedio que incluye huevos con manchas muy ténues y que parecen blancos cuando se observan desde una distancia de al menos 1m (Mason 1986a). Sin embargo, la frecuencia del morfo intermedio es siempre muy baja (Fraga 1985, 1986, Mason 1986a). Si bien no existe ninguna evidencia directa, se asume que cada hembra pone huevos de un único morfo de coloración (Mason 1980, Fraga 1985).

Los huevos de todos los tordos parásitos son de cáscara más gruesa que los de los Icterinae no parásitos (Spaw & Rohwer 1987, Rahn *et al* 1988). Aunque son del tamaño que se esperaría produjera una hembra de ese peso; los períodos de incubación son levemente menores que lo que predice su tamaño (Briskie & Sealy 1990). En el tordo renegrado se registraron períodos de incubación de entre 10 y 12 días (Fraga 1978, Wiley & Wiley 1980). Los pichones de tordo renegrado como los pichones de los demás tordos parásitos, requieren de una dieta rica en proteínas animales para su normal desarrollo. De ahí que especies hospedadoras que alimentan a sus crías principalmente con semillas (algunos Fringillidae), frutos (Cotingidae, Pipridae), o a partir de secreciones especiales (Columbiformes) no hallan sido registradas como hospedadores exitosos (Friedmann 1929, Friedmann *et al* 1977, Friedmann & Kiff 1985, Tabla 2.1). Los pichones son típicamente altriciales, nacen ciegos, casi desnudos y cubiertos de plumón negro. Al cuarto día desde la eclosión comienzan a abrir los ojos (Friedmann 1929). A partir del día 10 pueden abandonar el nido, pero continúan dependiendo de sus padres adoptivos por un período de entre 15 días a un mes (Friedmann 1929, Fraga 1985).

2.2.3 Causas de la expansión territorial.

El área de distribución del tordo renegrado ha aumentado notoriamente desde principios de siglo. La subespecie *M. b. minimus* se extendió desde la isla de Trinidad a todas las Antillas, habiéndose establecido hasta el sur de la península de la Florida en América del Norte (Post & Wiley 1977 b, Cruz *et al*, 1985, Post *et al* 1993). Paralelamente, la subespecie *M.b. bonariensis* entró en Chile (Friedmann 1929) y se está extendiendo dentro de Argentina, Chile y Uruguay siguiendo el avance de la frontera agropecuaria (Friedmann 1929, Hellmayr 1932, Johnson 1967).

Post y Wiley (1977a y b) consideraban que el uso del tordo renegrado como ave de jaula era responsable de su expansión territorial y que la degradación del hábitat sólo había facilitado su establecimiento. Posteriormente se propuso que la transformación de los bosques en hábitat favorables (Post *et al* 1990, 1993) y la alta capacidad dispersiva de los individuos podrían explicar su distribución actual y que sólo en el

cruce de los Andes para llegar a Chile habría intervenido el hombre en forma directa (Post *et al* 1993).

Su expansión sería análoga entonces a la que presenta *M. ater* en América del Norte respondiendo a la tala y fragmentación de los bosques nativos y a la creación de condiciones favorables debido a la expansión de la ganadería (Mayfield 1965).

2.3 Biología general del hospedador: el pecho amarillo

Pseudoleistes virescens .

El pecho amarillo *Pseudoleistes virescens*, que pertenece también a la subfamilia Icterinae, habita zonas de bañados y pastizales húmedos aledaños en el NE de Argentina, Uruguay y áreas vecinas del sur de Brasil (Ridgely & Tudor 1989, Figura 2.5). Su distribución está completamente incluida dentro de la considerada histórica para el tordo renegrido. Es una especie monomórfica (machos y hembras iguales, Figura 2.4), los adultos alcanzan 75-80 g de peso. Se alimenta principalmente en el suelo. A la vez que camina lentamente, va probando y escarbando la tierra con el pico mediante un técnica denominada gapeo. Su dieta está compuesta más de un 90 % de invertebrados (insectos: coleópteros y lepidópteros y arácnidos) complementada con algunas semillas (Darrieu *et al* 1996).



Figura 2.4: Individuo adulto de pecho amarillo en Canal 2.

Durante la temporada no reproductiva forman bandadas de 20-30 individuos (Sclater & Hudson 1898, Orians 1980). Estos grupos se disuelven en septiembre-octubre cuando comienza la temporada reproductiva (Orians 1980), pero ocasionalmente pueden mantenerse grupos de animales supuestamente no reproductivos (Orians *et al* 1977).

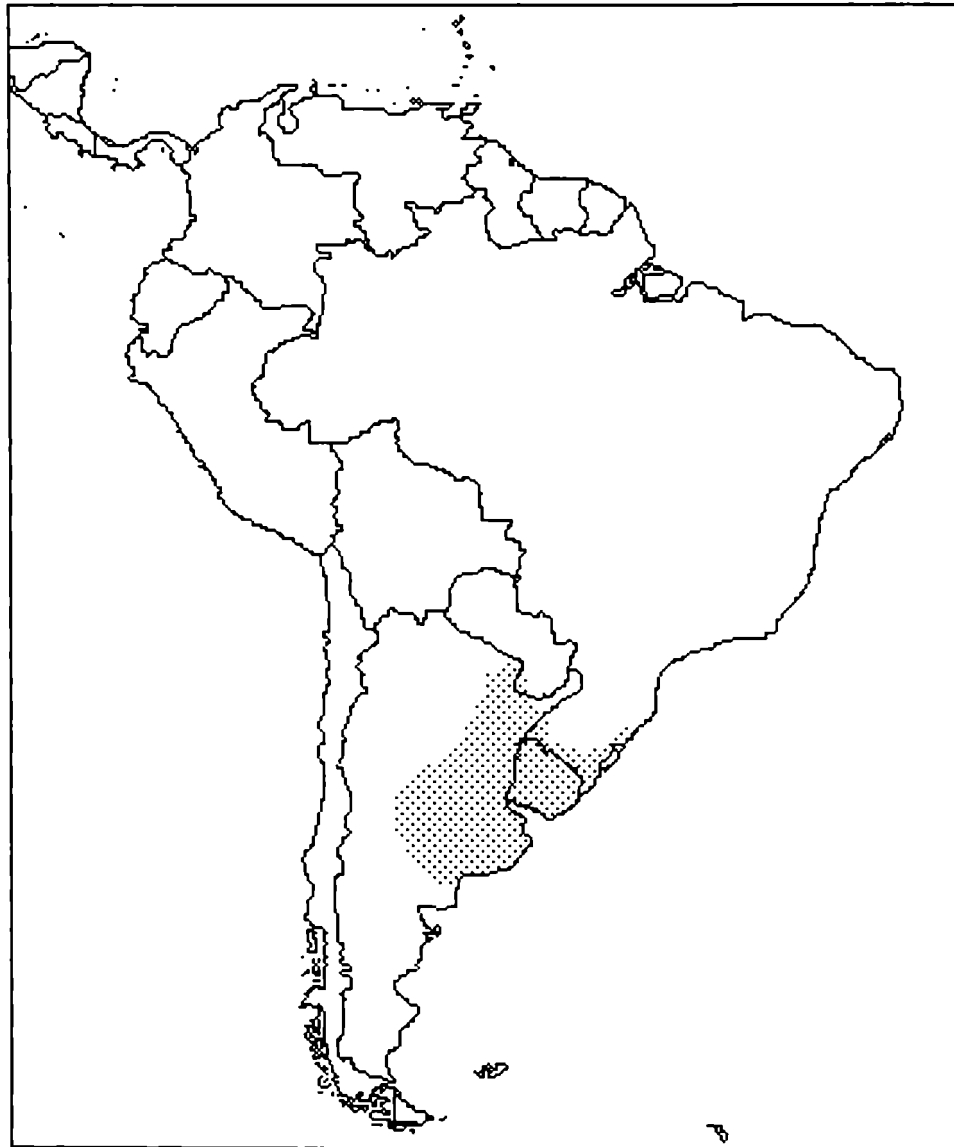


Figura 2.5: Distribución del pecho amarillo, *Pseudoleistes virescens*.
Basado en Ridgely & Tudor (1989).

Es una especie monógama y no territorial. En la provincia de Buenos Aires, la temporada reproductiva se extiende desde septiembre a diciembre (Sclater & Hudson

1898, Gibbson 1918, Orians 1980). Durante la temporada reproductiva macho y hembra viajan juntos hacia los sitios de alimentación y durante las visitas al nido. Los nidos pueden encontrarse desde 4 m hasta cientos de metros de distancia entre sí sin que en ningún caso se observen interacciones agonísticas entre los individuos (Orians *et al* 1977).

El nido es abierto y con forma de taza (Figura 2.6). La hembra lo construye sin la ayuda del macho a partir de un entretrejido de pastos verdes que tapiza internamente con barro (Orians 1980). Los estudios más antiguos afirman que preferiría anidar en arbustos y árboles bajos usando en menor medida cortaderas (*Cortaderia selloana*) y cardos (Sclater & Hudson 1898, Gibbson 1918). Un estudio posterior encuentra que anida principalmente en cortaderas y totoras (*Typha latifolia*) (Orians 1980). Elige para anidar sitios cubiertos cercanos a áreas de alimentación ubicando el nido a una altura de 0.5-1.5 m.

La puesta es de 4-5 huevos aunque ocasionalmente ponen 6 (Gibbson 1918). Los huevos son alargados, de fondo blanquecino y con abundantes manchas marrones que convergen hacia el polo mayor (Sclater & Hudson 1898, Gibbson 1918, Figura 2.6).

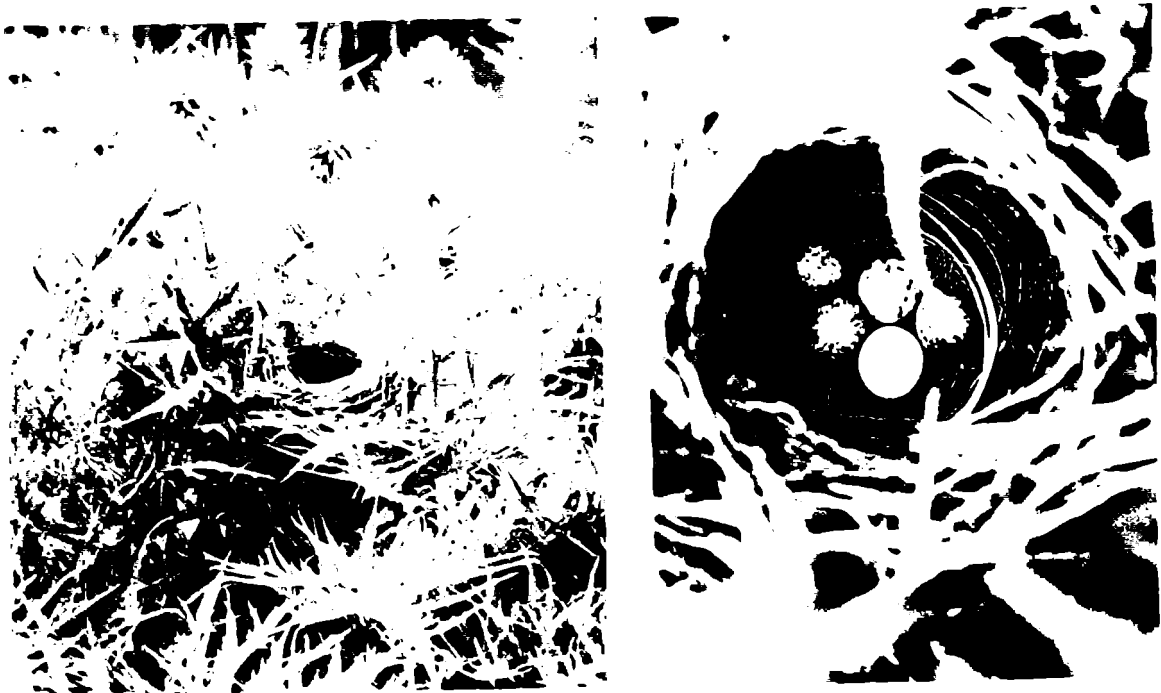


Figura 2.6: Izquierda: Nido de pecho amarillo en *Cyanaracardunculus*. Derecha: Nido con 3 huevos de pecho amarillo parasitado con huevos de tordo renegrido del morfo manchado (centro, arriba) y blanco (centro, abajo).

La incubación queda exclusivamente a cargo de la hembra (Orians 1980). A partir de este momento pueden intervenir otros individuos, los ayudantes en el nido (Skutch 1961), que junto con el padre proveen de alimento a la hembra mientras incuba (Orians *et al* 1977). Al producirse la eclosión de los pichones puede aumentar el número de ayudantes que les proveen alimento junto con ambos padres. Nada se sabe sobre el sexo de los ayudantes o el grado de parentesco con los dueños del nido, aunque parece poco probable que se trate de individuos provenientes de nidos vecinos.(Orians *et al* 1977). El alimento entregado a los pichones consiste principalmente en larvas de Lepidoptera y arañas (Orians 1980).

Los estudios anteriores coinciden en que es una especie muy parasitada por el tordo renegrido (Sclater & Hudson 1898, Gibbson 1918, Friedmann 1929). Incluso dos autores, mediante observaciones previas independientes, sugieren que podría rechazar los huevos parásitos del morfo blanco, que son los más distintos a los suyos, aceptando en cambio los del morfo manchado (Hudson 1920, Orians 1985).

2.4 Area de Estudio.

El estudio se llevó a cabo en la localidad de General Lavalle (36° 20'S. 56° 54'O), Provincia de Buenos Aires (Figura 2.7). La zona de General Lavalle pertenece a la subregion fitogeográfica denominado "Pampa Deprimida", caracterizada por una alta proporción de suelos halomórficos y deficientes condiciones de drenaje, lo que determina la presencia de ambientes saturados de agua o inundados durante gran parte del año. El área incluye tierras bajas de no más de 2 m. de altura sobre el nivel del mar, con una gran proporción de tierras anegadas y numerosos canales de desagüe artificiales. La escasa pendiente de la región y su bajo potencial morfogenético determinan drenajes de tipo endorreico o arreico. Las características topográficas y climáticas determinan largos períodos de inundación cuando se producen abundantes lluvias, lo cual ocurre 3 a 6 veces en cada centuria (Soriano 1991). Existen algunas zonas altas formadas por cordones de conchilla y arena que raramente exceden los 4 m de altura. Estos cordones tienen su origen en fuerzas eólicas que actuaron durante períodos paleoclimáticos y en las oscilaciones del nivel del mar del Cuaternario (Tricart 1973).

El clima es templado y húmedo, con precipitaciones promedio de 1000 mm. anuales y una temperatura media anual de 15 °C, alcanzando los 21 °C en verano y alrededor de 9 °C en invierno. Dos períodos de lluvias son característicos, el primero durante los primeros meses del año (Marzo–Abril), mientras que el segundo se produce

entre Octubre y Noviembre. Los mínimos más importantes en las precipitaciones se producen uno a fines del invierno y otro en enero; este último coincide con las máximas temperaturas anuales y es el que más influye sobre el desarrollo de las comunidades vegetales. Si bien las temperaturas medias mínimas de los meses más fríos no descienden por debajo de los 0° C, pueden producirse heladas entre abril y octubre. Los vientos predominantes son del Este, y con mayor desarrollo en el verano (Vervoost 1967).

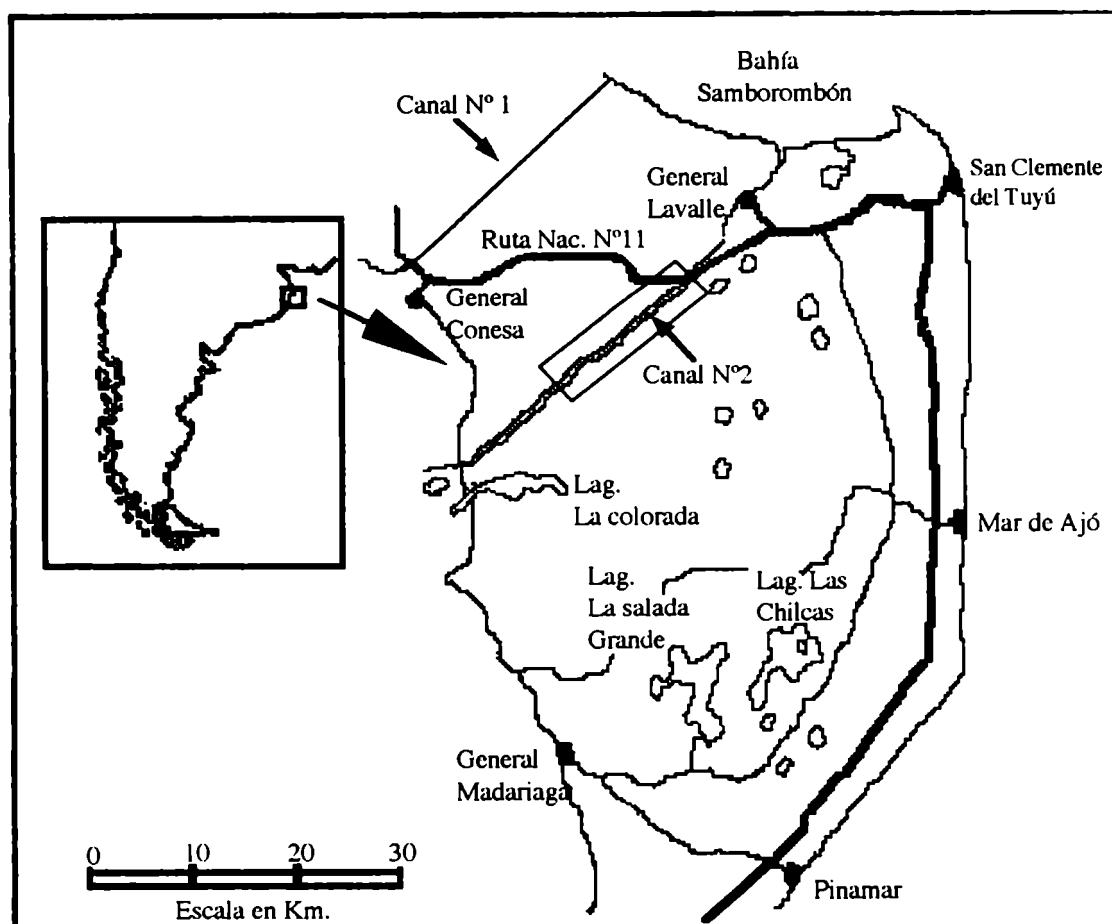


Figura 2.7: Mapa de la región sudeste de la depresión del Salado. Por razones de espacio, sólo se señala la ubicación de las localidades más al norte (San Clemente del Tuyú) y sur (Mar de Ajó) del Partido de La Costa. El rectángulo color lila señala la ubicación del área donde se realizó el estudio.

Distintas comunidades vegetales están asociadas a los desniveles topográficos presentes en la región. En las zonas de tierras más altas, con buen desarrollo de la capa de húmus y sustrato de arena, se presenta la estepa de gramíneas (*Bromus* sp., *Lolium* sp., *Paspallum* sp., etc). En las zonas bajas, en depresiones de forma de cubeta, se encuentran algunos arbustos como el duraznillo blanco (*Solanum*

glaucophyllum) y en los suelos bajos arenosos anegadizos temporarios, cardas (*Eringium* sp.). La vegetación asociada a las depresiones más importantes está compuesta de juncos (*Scirpus californicus*), duraznillo blanco y senecio (*Senecio* sp.) en orden decreciente de anegabilidad. En áreas de suelos arenosos húmedos se desarrollan las cortaderas (*Cortaderia selloana*) y cuando son de tipo salino predominan los junquillos negros (*Juncus acutus*). En lagunas y bajos de agua permanente hay grandes parches de juncos y en menor medida, totoras (*Typha* sp.). En las zonas altas de cordones de conchilla se desarrolla el monte de tala (*Celtis tala*) con sombra de toro (*Jodinia rhombifolia*) y duraznillo negro (*Cestrum parqui*) como estrato arbustivo (Vervoost 1967).

La cría extensiva de ganado bovino, ovino y equino sobre pastura natural es la principal actividad económica de la zona.

Durante las temporadas reproductivas de 1992-1995 (octubre-diciembre), la búsqueda de nidos del pecho amarillo se realizó principalmente a ambos lados de un camino de tierra paralelo a un canal artificial (Canal 2) en una porción de 15 Km de longitud ("Canal 2", Figuras 2.8 y 2.9). La vegetación preponderante utilizada por el pecho amarillo como sitio de nidificación está constituida por cardos (*Cynara cardunculus*, *Carduus acanthoides*) asociados al terraplén del camino y junquillos negros (*Juncus acutus*) en las zonas bajas inundables y en menor medida, algunas cortaderas (*Cortaderia selloana*). En los bajos propiamente dichos hay pequeños parches de totoras (*Typha* sp) que también podrían ser utilizados para la nidificación. La búsqueda de nidos se restringió a áreas donde podía accederse por tierra, por lo que los bajos no fueron revisados.



Figura 2.8: Aspecto general de los cardales (principalmente conformados por *Cynara cardunculus*) asociados al terraplen del camino paralelo al Canal 2.



Figura 2.9: Vista de un grupo de junquillos negros (*Juncus acutus*) a la vera del canal 2. Los junquillos negros aunque con baja densidad, son muy usados como sitios de nidificación.

Capítulo 3

Biología reproductiva del hospedador y del parásito.

3.1 Introducción

El pecho amarillo *Pseudoleistes virescens* (Icterinae), habita zonas de bañados y pastizales húmedos aledaños en el NE de Argentina, Uruguay y áreas vecinas del sur de Brasil (Ridgely & Tudor 1989). Su alimentación se compone principalmente de artrópodos del suelo (Darrieu *et al* 1996). Fuera de la temporada reproductiva vive en grupos numerosos. Estos grupos se disuelven en septiembre–octubre cuando se inicia la temporada reproductiva que se continúa hasta diciembre (Hudson 1920, Orians 1980). Es una especie monógama y no territorial; el macho acompaña a la hembra en los viajes de alimentación y durante las visitas al nido (Orians 1980). El nido, de tipo abierto, es construido a una altura de alrededor de 1 m sobre arbustos bajos, cortaderas o cardos ubicados en las cercanías de los sitios de alimentación (Sclater & Hudson 1898, Gibbson 1918, Orians 1980). La puesta es en general de 4-5 huevos aunque ocasionalmente pone 6 (Gibbson 1918). Los huevos son alargados, de fondo blanco y con abundantes manchas marrones que convergen hacia el polo mayor (Sclater & Hudson 1898, Gibbson 1918). La incubación queda exclusivamente a cargo de la hembra (Orians 1980). A partir del inicio de la incubación pueden intervenir otros individuos, los ayudantes en el nido, que junto con el padre proveen de alimento a la hembra mientras incuba (Orians *et al* 1977). Al producirse la eclosión de los huevos puede aumentar el número de ayudantes que, junto con ambos padres, entregan alimento a los pichones.

El tordo renegrado *Molothrus bonariensis* es una de las 5 especies de tordos parásitos de cría de la subfamilia Icterinae. Es altamente generalista en cuanto a la selección de hospedadores. Sus huevos se encontraron en nidos de 212 especies de aves y al menos 59 de ellas han sido registradas como hospedadores efectivos (Tabla 2.1). Su área de distribución actual abarca desde las Antillas hasta el norte de

la Patagonia (Ridgely & Tudor 1989) y se encuentra en expansión. Debido a la amplia distribución geográfica del tordo renegrido, su temporada reproductiva se adapta a la oferta de posibles hospedadores y por ejemplo en Colombia, se extiende durante nueve meses del año (Kattan 1993). Las hembras de tordo renegrido son aparentemente no territoriales (Friedmann 1929, Fraga 1978, 1985). La búsqueda de nidos a parasitar queda a cargo de las hembras y se restringe a horas de la mañana (Friedmann 1929, Hoy & Ottow 1964, Fraga 1978, 1985, Wiley 1985). Al igual que las hembras de tordo cabeza marrón *M. ater*, las hembras de tordo renegrido usualmente pican o remueven uno o más huevos en el nido parasitado (Friedmann 1929). Los huevos de tordo renegrido son extremadamente variables en cuanto al color de fondo y marcas, pero pueden distinguirse 3 morfos principales: blanco-inmaculado, intermedio y manchado (Mason 1986a). Como en todos los tordos parásitos, sus huevos son de cáscara más gruesa que los de los Ictéridos no parásitos (Spaw & Rohwer 1987, Rahn *et al* 1988) y sus pichones no dirigen comportamientos agresivos hacia los otros huevos y/o pichones que hay en el nido.

El área de distribución considerada histórica para el tordo renegrido incluye completamente a la del pecho amarillo (Friedmann 1929). Este hospedador habita el mismo tipo de ambientes abiertos que el parásito y ha sido registrado como altamente parasitado por esta especie (Sclater & Hudson 1898, Gibbison 1918). Observaciones previas indican que el pecho amarillo rechazaría huevos parásitos del morfo blanco aceptando en cambio los del morfo manchado (Hudson 1920, Orians 1985).

En un parásito generalista en cuanto al uso de hospedadores, las especies parasitadas pueden ofrecer distintas alternativas en cuanto al éxito de los huevos parásitos depositados en sus nidos. Una primer aproximación está dada por la existencia de mecanismos de defensa en el hospedador seleccionado. Los mecanismos de defensa descritos incluyen el impedir el acceso del parásito al nido (Robertson & Norman 1976, Mosknes *et al* 1990, Neudorf & Sealy 1992, 1994) y la discriminación hacia los huevos parásitos (Rothstein 1975a, 1976, 1978, Rohwer *et al* 1989, Mosknes *et al* 1991). Si el hospedador seleccionado no ha desarrollado mecanismos de defensa eficientes, comienzan a intervenir otras variables relacionadas con la historia de vida de su especie. Aún incubando los huevos parásitos exitosamente, la dieta que ofrece puede no ser la adecuada o los pichones parásitos pueden ser excluidos competitivamente por los del hospedador. Si incuba los huevos y los pichones parásitos se desarrollan bien en el nido, la

predación puede ser muy alta. Una medida de la calidad del hospedador en cuanto al éxito reproductivo del parásito incluyendo todas las variables involucradas, es la proporción de sus huevos depositados en nidos de esa especie que producen pichones volantes.

El objetivo de este capítulo es presentar los aspectos generales de la biología reproductiva del pecho amarillo. En primer lugar se hace una breve presentación de su interacción con el tordo renegrido y posteriormente se estima su calidad como hospedador.

3.2 Materiales y métodos.

3.2.1 Métodos y nomenclatura utilizados.

La búsqueda de nidos se realizó inspeccionando la vegetación del área en forma más o menos sistemática. Durante 1992, la búsqueda se centró principalmente en áreas cercanas a donde se localizaban los adultos. Durante las temporadas reproductivas posteriores (1993-1994), se revisó la vegetación independientemente de la presencia de adultos, se le asignó una mayor cantidad de tiempo a la búsqueda de nidos y, ocasionalmente, se contó con la ayuda de otras personas. Cada nido fue identificado con un número puesto en la planta en forma inconspicua y con una cinta de color colocada a unos 10 m de distancia de éste, se facilitó su reubicación posterior. Se determinó el estadio en que fue encontrado (construcción, puesta, incubación o con pichones) y se le asignó una fecha que corresponde a la puesta del primer huevo del hospedador. Si el nido fue localizado luego de iniciada la puesta, la fecha fue estimada a partir del conocimiento sobre los intervalos de puesta, los períodos de incubación de los huevos, y las curvas de desarrollo en peso de los pichones del hospedador. Los huevos fueron identificados por especie; y rotulados con tinta indeleble siguiendo el orden de puesta para el caso de los huevos del hospedador y el de aparición en el nido para los huevos parásitos. Durante 1992-1993 se midió el ancho y largo de los huevos de ambas especies con un calibre (error de ± 0.1 mm.). Los huevos se revisaron en cuanto a si presentaban picaduras o roturas.

Los pichones de ambas especies se distinguen claramente desde la eclosión (ver resultados). Los pichones fueron marcados con tinta indeleble en los tarsos para su posterior identificación. Aproximadamente a los 7 días de edad, los pichones del hospedador se anillaron con una combinación única de anillos de colores.

Los pichones se pesaron mediante pesolas de 50 y 100 g (error de ± 0.5 y 1 g respectivamente) hasta que escapaban del nido al intentarse su manipulación (10-13 días después de la eclosión).

Los nidos fueron revisados periódicamente (en lo posible diariamente o a lo sumo día por medio) hasta que fueron predados, abandonados o produjeran pichones volantes.

Los pecho amarillo adultos suelen ser muy agresivos y atacan mediante vuelos rasantes y golpes con las patas a predadores potenciales de sus nidos. Los predadores potenciales en orden de importancia serían aves de rapiña: (Chimango *Milvago chimango*, gavián planeador *Circus buffoni*, comadrejas (*Didelphis* sp.), culebras, lechuza de los campanarios *Tyto alba* y zorrinos (*Conepatus* sp.). Los adultos suelen responder con vocalizaciones, y vuelos rasantes sobre el investigador frente a las manipulaciones de los huevos o pichones. Se consideró que un nido poseía ayudantes cuando más de dos adultos participaron de la defensa activa del mismo en más de 2 visitas. La distancia mínima entre nidos fue de más de 10 m, por lo que se considera poco probable que las manipulaciones evocaran comportamiento de defensa por parte de individuos pertenecientes a nidos vecinos.

Un nido fue considerado abandonado si en 2 visitas sucesivas, aún existiendo huevos intactos o pichones en el nido, estos no eran atendidos. Se consideraron evidencias de abandono del nido a la interrupción de la puesta, la presencia de huevos fríos durante la incubación y la interrupción de la alimentación de los pichones. En algunos casos, el nido fue abandonado porque se rompieron sus ataduras y éste se cayó de la planta. Tanto los nidos predados como los abandonados fueron considerados para el análisis como no exitosos; mientras que se consideró exitoso a todo nido que produjo pichones volantes del hospedador y/o del parásito.

Para calcular el éxito de eclosión de los huevos, sólo se consideraron aquellos nidos que no fueron abandonados ni predados en los 5 días posteriores a la eclosión del primer huevo. A su vez, para calcular la supervivencia de los pichones nacidos, sólo se consideraron los nidos exitosos.

3.2.2 Supervivencia diaria de los nidos

En poblaciones de aves numerosas, de gran movilidad y sin individuos marcados, la forma más simple de calcular el éxito por nido es medir qué proporción del total de nidos localizados produjo pichones volantes. Cuando se trabaja con Passeriformes, los nidos bajo observación suelen ser una mezcla heterogénea que incluye algunos nidos localizados desde estadíos muy tempranos (construcción o puesta) y otros nidos localizados después de nacidos los pichones. Como discute Mayfield (1975), la probabilidad de que un nido llegue a producir pichones volantes es una función directa del tiempo de exposición de ese nido y por lo tanto, no es independiente del estadío en que fue localizado. La probabilidad de éxito entonces es mayor en nidos localizados en estadíos tardíos del ciclo (finales de la incubación, pichones). Calcular el éxito reproductivo de los nidos combinando todos los nidos independientemente del estadío en que fueron localizados sobrestima el verdadero valor (Mayfield 1975, Johnson 1979, Hensler & Nicholson 1981). El método de Mayfield (1975) sitúa a todos los nidos a un nivel comparable en base únicamente de la información de cuánto tiempo permanecieron bajo observación. El tiempo de observación se denomina tiempo de exposición y es una medida del riesgo que tiene un nido de ser predado o abandonado. El tiempo de exposición se mide en unidades de días-nido. Un nido que fue observado durante un período de 4 días antes de ser predado suma 4 días-nido y es equivalente en cuanto al riesgo de fracasar a 4 nidos distintos observados un día cada uno. A partir de la información de todos los nidos se calcula el tiempo de exposición total en días-nido. Este número es el denominador que divide al total de nidos que fueron predados o abandonados durante el período de observación. El valor obtenido se expresa como pérdidas por días-nido y es un estimador de la tasa de mortalidad diaria de los nidos (\hat{m}). El estimador de la supervivencia diaria (\hat{s}) se calcula como $\hat{s} = 1 - \hat{m}$. Se considera que la probabilidad de que un nido sobreviva un día es independiente de que lo haga en días subsiguientes. En ese caso, la probabilidad de que un nido sobreviva por ejemplo durante todo el período de incubación se calcula como el estimador de la supervivencia diaria elevado a la longitud promedio de ese período.

Los estimadores de la supervivencia diaria de los nidos se calcularon según el método de Mayfield (1975) para tres estadíos: puesta, incubación y con pichones. Se consideró que el nido estaba en el estadío de puesta mientras el pecho amarillo ponía sus huevos. El estadío de incubación se consideró desde la puesta del último huevo del hospedador hasta el nacimiento del primer pichón del hospedador o del

parásito. Por último, se consideró al estadio de pichones desde el nacimiento del primer pichón (del hospedador o del parásito) hasta que abandonara el nido el último volantón. El pecho amarillo inicia la incubación con la puesta del anteúltimo huevo (ver capítulo 4). Esto implica que todos los pichones no nacen el mismo día por lo que, el período de incubación promedio obtenido al considerar la supervivencia diaria de los nidos es menor que el de la incubación de los huevos individuales.

La pérdida de un nido se ubicó en el punto medio del intervalo entre las dos últimas revisiones (Mayfield 1975). Cuando las revisiones de los nidos son muy espaciadas (de más de 5 días), la asignación de las pérdidas al 50 % del intervalo entre revisiones podría sobrestimar el tiempo de exposición de ese nido (Johnson 1979). Como las revisiones fueron en general a lo sumo cada tres días, no se aplicó la corrección de asignar las pérdidas al 40 % del intervalo entre revisiones (Johnson 1979). La comparación estadística entre las supervivencias diarias entre los pares de estadios contiguos se realizó mediante el cálculo de los cocientes $\Delta\hat{s}/SE(\Delta\hat{s})$ y su aproximación a una distribución normal estándar (Johnson 1979, Hensler & Nicholson 1981).

Cuando la población en estudio está conformada por individuos con éxitos de nidificación muy diferentes, incluir a todos los nidos localizados desde cualquier estadio no resulta en una muestra al azar. Los individuos menos exitosos van a estar poco representados en la submuestra de nidos localizados tardíamente; por lo que se sobrestima la supervivencia diaria de los nidos de la población (Johnson 1979). Para producir un estimador lo más insesgado posible, los cálculos del tiempo de exposición y pérdidas se realizaron a partir de la submuestra de nidos localizados desde la construcción o puesta del hospedador. Para evaluar si existía algún efecto del parasitismo en la supervivencia diaria de los nidos, los cálculos se hicieron por separado para nidos no parasitados y parasitados.

3.2.3 Efecto de las manipulaciones en la supervivencia de los nidos.

Para analizar si existía algún efecto de las repetidas visitas en la supervivencia de los nidos, durante las temporadas reproductivas de 1993 y 1994, 19 nidos fueron revisados sólo una vez por semana y sus supervivencias diarias fueron comparadas con las de los nidos visitados diariamente.

A menos que se indique lo contrario, los resultados se presentan como la media \pm error estándar de la media. Todas las comparaciones estadísticas se realizaron a dos colas.

3.3 Resultados

3.3.1a) Biología general del pecho amarillo.

Los pecho amarillo son residentes en la zona de General Lavalle durante todo el año (Weller 1967, Orians *et al* 1977, obs. pers). Durante la temporada no reproductiva forman bandadas numerosas que se alimentan en los pastizales y bordes de bañados (Weller 1967, Orians 1980). A partir de septiembre-octubre, los grupos se separan en parejas reproductivas. La fecha más temprana de construcción de nido durante los 3 años de estudio fue aproximadamente el 15 de septiembre. Esos nidos tempranos son construidos en general sobre cortaderas asociadas a rutas u otros caminos vecinales no asociados a los canales artificiales, y no están parasitados.

En Canal 2, la densidad de parejas reproductivas parece estar asociada al desarrollo de los cardos que, por ser plantas anuales estarían limitados por el aumento de la temperatura y las lluvias.

Durante este estudio se localizaron y siguieron 418 nidos: 74 en 1992, 129 en 1993 y 215 en 1994. Un 70% (289) de los mismos fue encontrado en el estadio de construcción o puesta y sólo un 3.3 % (14) fue localizado luego de la eclosión de los pichones. El 89 % de los nidos se ubicaron sobre cardos (principalmente *Cynara cardunculus*), un 9% sobre junquillos negros (*Juncus acutus*) y el resto sobre cortaderas (*Cortaderia selloana*). Esta distribución aparentemente refleja la distinta disponibilidad de especies vegetales en el área muestreada.

El inicio de la puesta de huevos en Canal 2 ocurre desde fines de septiembre y se extiende hasta mediados de diciembre, con fechas extremas 26/9 y 15/12. El número de nidos que inician la puesta en el área de estudio es máximo durante el mes de noviembre (Figura 3.2). La puesta del hospedador fue de 4–5 huevos aunque también hubo un 4 % de puestas de 6 huevos. Un 15 % de los nidos no parasitados localizados desde la construcción presentaron puestas de sólo 3 huevos. Se considera que al menos algunas de estas puestas reducidas muy probablemente sean la consecuencia de eventos de parasitismo o predación parcial no detectados (ver capítulo 5). Los huevos del hospedador midieron en promedio 25.9 ± 0.07 mm. de largo y 19.09 ± 0.04 mm. de ancho (Figura 3.4).

La defensa activa del nido durante las revisiones se hizo más evidente a partir de que los pichones tenían 4-5 días de edad. En los casos en los que el nido fue predado antes de llegar a ese estadio, no fue posible determinar si poseía o no ayudantes. Hubo nidos exitosos en los que los adultos no respondieron con despliegues agonísticos durante las visitas del investigador, por lo que no pudo determinarse la presencia o ausencia de ayudantes. Sólo en 51 de los 82 nidos que llegaron a producir pichones volantones, los adultos respondieron a las manipulaciones en forma consistente. En 21 de esos nidos (41.2%) se detectó defensa activa por más de dos adultos; por lo que se consideró que éstos poseían ayudantes. Este porcentaje probablemente sea una subestimación del valor real ya que durante las observaciones focales a nidos en incubación o puesta realizadas como parte de la evaluación de los mecanismos de defensa del hospedador entre un 40 (sección 6.3.2) y un 60 % (6.3.3) de los nidos, tuvieron al menos 3 adultos asociados.

El período de incubación de los huevos del pecho amarillo fue de 14 días (rango 13-15). El éxito de eclosión de los huevos en nidos no parasitados fue de 71.5 ± 5 % ($n=25$ nidos). Los pichones de pecho amarillo al nacer tuvieron la piel rosada, con escaso plumón blanco que se hace más conspicuo sobre los ojos. Las boqueras eran blancas y el interior de la boca era rojizo. El intervalo de eclosión entre el primer y último pichón del hospedador en nidos no parasitados donde eclosionaron más de 2 pichones fue de 1.07 ± 0.26 días (rango 0-2; $n=13$). En las aves en general, cuando las entregas de alimento que proveen los padres no llegan a ser suficientes, se genera una situación de fuerte competencia entre los pichones lo que determina que se produzcan marcadas diferencias en el desarrollo entre los primeros y últimos pichones en nacer. En casos extremos de competencia por alimento entre pichones, los pichones de menor tamaño (y últimos en nacer) mueren en el proceso denominado reducción de nidada (Clark & Wilson 1981, Mock 1994). En el pecho amarillo, en un 42.6 % de los 19 nidos no parasitados exitosos donde nacieron 2 ó más pichones, se produjo reducción de nidada. En estos nidos, la mortalidad como consecuencia de la reducción de nidada afectó al 18.9 % de los pichones. Si se incluyen los nidos donde nació un sólo pichón, el éxito medido como proporción de los pichones nacidos que llegan a abandonar el nido en nidos no parasitados exitosos fue del 86.4 ± 4 % ($n=22$ nidos localizados antes de la eclosión de los pichones).

Los pichones de pecho amarillo permanecieron en el nido durante 10–12 días. Durante los primeros días posteriores al abandono del mismo se ubicaron en las cercanías del que fue su nido y eran escoltados por los adultos cuando se trasladaban de un sitio a otro.

3.3.1b) Éxito de los nidos: predación y abandono.

La predación y/o el abandono de los nidos fueron las principales variables que afectaron el éxito reproductivo por nido en esta especie. Sólo el 12.8 % de los 289 nidos localizados durante la construcción o puesta llegaron a producir volantones: no existiendo diferencias entre las temporadas 1992-94 (Chi-cuadrado de homogeneidad, N.S. Tabla 3.1).

Año	Nidos ¹	Exitosos ²	Parasitados ¹ (%)	Parasitismo múltiple ³ (%)
1992	74	14/66	74.3.	46.6
1993	129	22/126	69.7	60
1994	215	37/212	61.8	46.6

Tabla 3.1: Número total de nidos localizados, proporción de nidos que produjeron volantones de alguna de las 2 especies, porcentaje de parasitismo y proporción de nidos parasitados con más de un huevo de tordo. ¹Incluye los nidos localizados en los estadios de: construcción, puesta, incubación y pichones. ^{2,3}Incluye los nidos localizados en los estadios de: construcción, puesta o incubación. ³Porcentaje de nidos parasitados que recibieron más de un huevo de tordo.

De los 289 nidos seguidos desde la construcción o puesta, 101 no fueron parasitados. Sólo 11 de los 101 nidos no parasitados produjeron pichones volantones; los demás fueron predados o abandonados (Tabla 3.2, Figura 3.1). A su vez, de los 188 nidos parasitados, sólo 26 produjeron pichones volantones (9 produjeron volantones de pecho amarillo, 5 de tordo y 12 de ambas especies). Los demás nidos fueron abandonados o predados (Tabla 3.2, Figura 3.1). No hubo diferencia en la frecuencia de abandono o predación entre nidos parasitados y no parasitados (Chi-cuadrado de independencia, N.S.).

Existe un efecto importante de la ubicación del nido sobre la probabilidad de éxito del mismo. Sólo el 15.5 % de los nidos contruidos sobre cardos fueron exitosos: mientras que ese porcentaje se incrementó al 36 % de los nidos si estos fueron contruidos en junquillos negros. Las diferencias son significativas (57/359 vs. 13/36, Chi- cuadrado de homogeneidad, P=0.002).

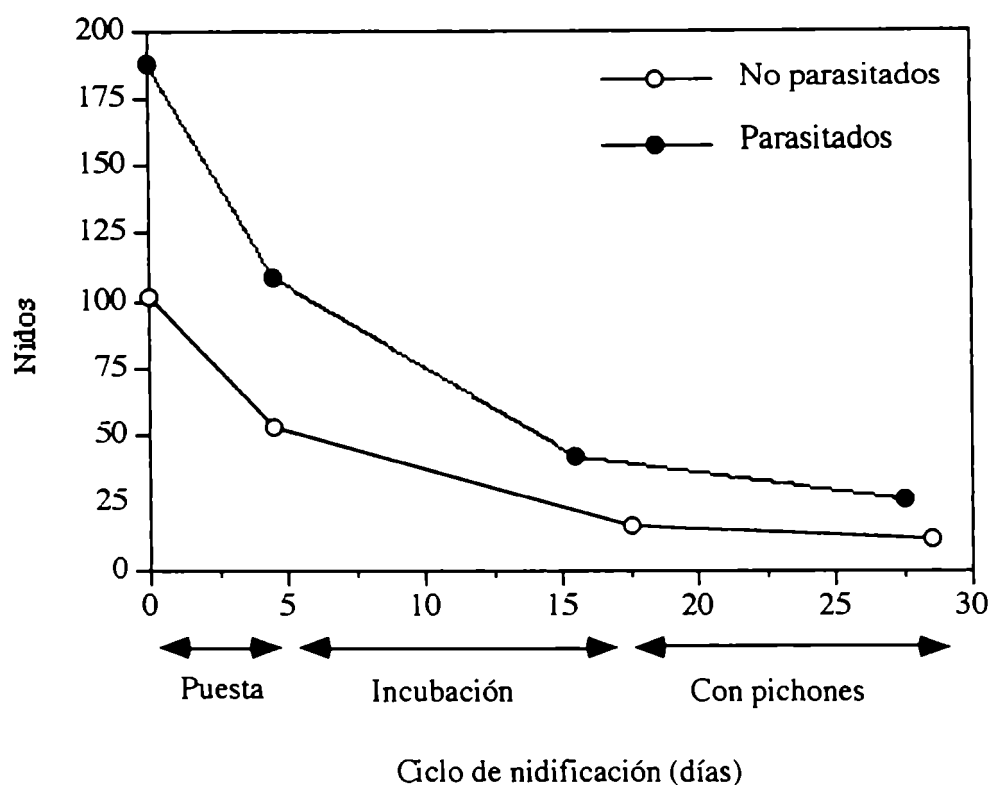


Figura 3.1: Curvas de supervivencia para los nidos localizados desde la construcción o puesta no parasitados (n=101 círculos vacíos) y parasitados (n=188 círculos llenos). El período de incubación de los huevos de tordo renegrado es de 12 días mientras que el del pecho amarillo es de 13 días; por los que la longitud del período de incubación de los nidos parasitados es un día más corto y las curvas están desplazadas.

	No parasitados		Parasitados	
	Predados	Abandonados	Predados	Abandonados
Construcción	0	0	0	2
Puesta	42	6	55	23
Incubación	27	10	46	20
Con pichones	4	1	15	1

Tabla 3.2: Causa del fracaso (predación o abandono) y etapa del ciclo de nidificación del hospedador en que se produjo, de los nidos no parasitados (n=101) y parasitados (n=188) pertenecientes a la submuestra de nidos seguidos desde la construcción o puesta del pecho amarillo. Los abandonos durante la construcción en nidos parasitados se corresponden a puestas del parásito en nidos en construcción donde no hubo puesta de huevos por parte del hospedador. En esta submuestra, sólo 11 nidos no parasitados y 26 parasitados produjeron pichones volantones.

3.3.1c) Parasitismo del tordo renegrado.

El parasitismo durante las temporadas 1992/94 en Canal 2 incluyendo todos los nidos independientemente del estadio en el que se los localizó, fue del 66.5 %. El número promedio de huevos parásitos por nido en nidos localizados en construcción o puesta y que llegaron a completar la misma fue de 2.09 ± 0.14 huevos ($n=110$, rango 1-8). El 52.4 % de los nidos fue afectado por parasitismo múltiple; es decir recibió más de un huevo parásito (Figura 3.3). No se detectaron diferencias tanto en el nivel de parasitismo (Chi-cuadrado de homogeneidad $P=0.1$), como en el número de huevos parásitos por nido (Kruskal-Wallis $P=0.30$) en los 3 años de estudio (Tabla 3.1). Durante el mes de diciembre aumentaron significativamente tanto la proporción de nidos parasitados así como el número promedio de huevos parásitos por nido (Figura 3.2).

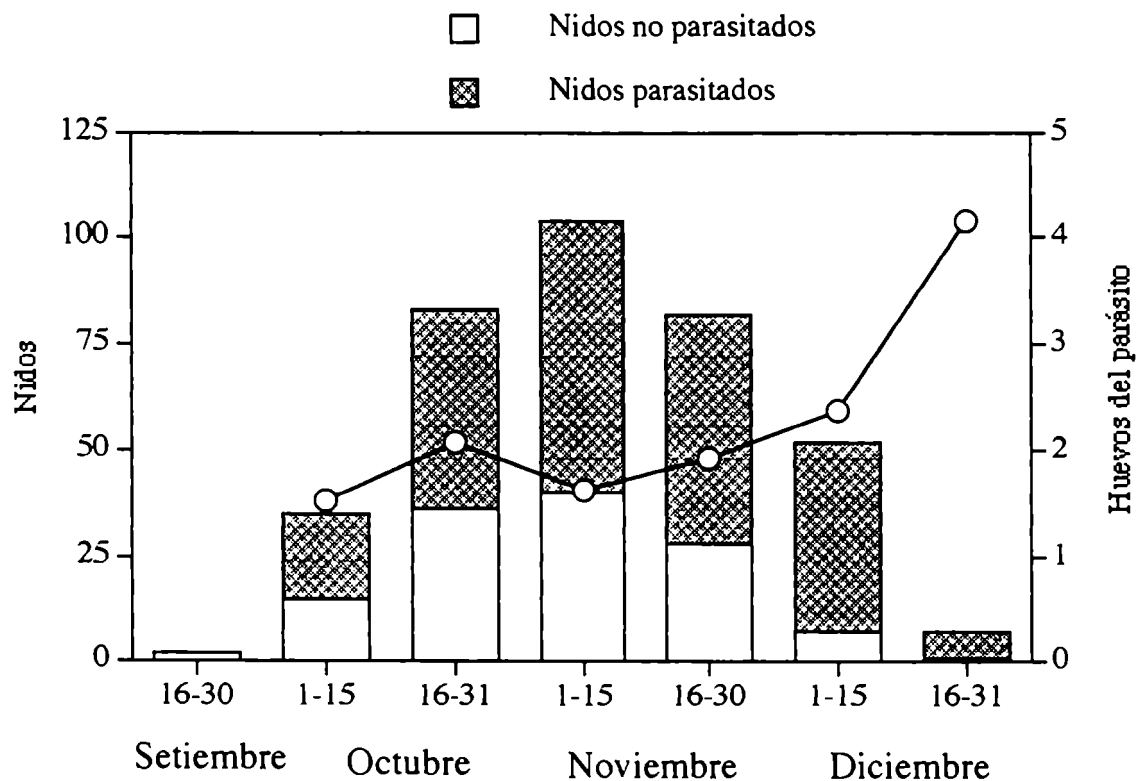


Figura 3.2: Número de nidos de pecho amarillo (barras) no parasitados (porción blanca) y parasitados (porción sombreada) en períodos de quince días durante la temporada reproductiva. Los círculos blancos indican el número promedio de huevos parásitos por nido parasitado. Los datos corresponden a los 344 nidos localizados durante las temporadas reproductivas 93-94. Durante el mes de diciembre aumentaron tanto la proporción de nidos parasitados (Chi-cuadrado de homogeneidad, $P=0.023$) así como el promedio de huevos parásitos por nido (Kruskal-Wallis, $P=0.009$ y contrastes "a posteriori" $P<0.05$).

3.3.1d) *El tordo renegrado: huevos, pichones y calidad del pecho amarillo como hospedador.*

Los huevos de tordo renegrado midieron 22.7 ± 0.08 mm. de largo y 18.07 ± 0.05 mm. de ancho ($n=120$). Los huevos del parásito fueron significativamente más cortos y angostos que los huevos del hospedador (Prueba de t, $P=0.001$ en ambos casos), aunque existió una cierta superposición entre ambos (Figura 3.4). El período de incubación promedio de los huevos parásitos fue de 12 días (rango 11–13). Los pichones de tordo renegrado tienen al nacer la piel rosado-amarillenta y plumón negro. Las boqueras pueden ser blancas o amarillas y el interior de la boca es rojo. El éxito de eclosión de los huevos que permanecieron en el nido fue del $80.2 \pm 4\%$ ($n=71$ nidos). La proporción de pichones parásitos nacidos que llegaron a abandonar el nido fue del $93.0 \pm 3\%$ ($n=49$ nidos).

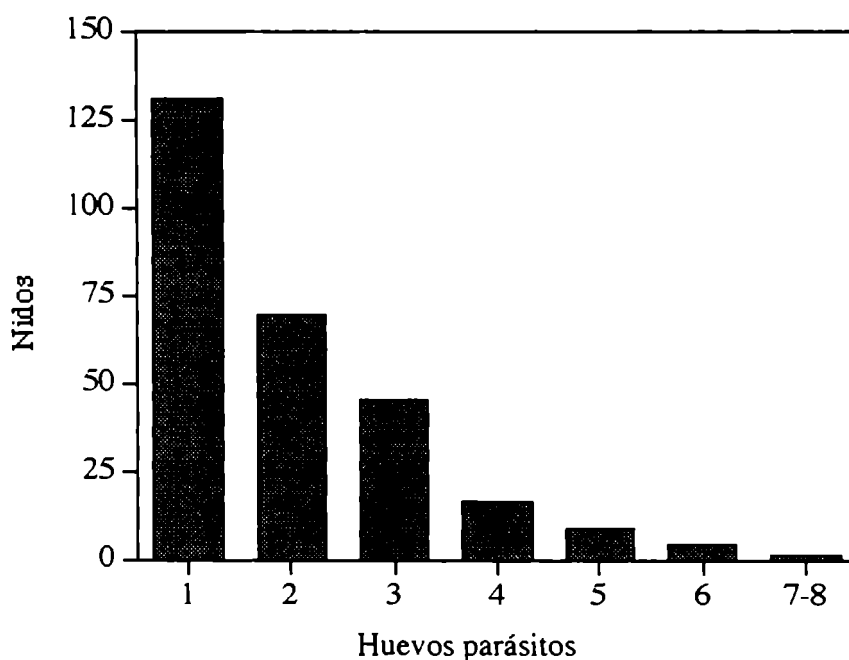


Figura 3.3: Distribución de frecuencias de los huevos de tordo renegrado en los nidos parasitados de pecho amarillo. El parasitismo múltiple alcanzó al 52.4 % de los nidos.

En los 266 nidos parasitados cuando activos y localizados antes de la eclosión de los pichones, se observaron un total de 484 huevos de tordo renegrado. Sólo 53 de esos nidos fueron exitosos y produjeron 62 volantones de tordo. Por lo tanto, el éxito reproductivo del tordo renegrado en nidos de pecho amarillo medido como volantón por huevo fue del 12.8 %. El éxito reproductivo medido como volantón/huevo fue mayor que el registrado en nidos de chingolo *Zonotrichia*

capensis (6.7 % 4/59) y de calandria *Mimus saturninus* (5.9 % 6/102), dos hospedadores que nidifican en General Lavalle (Fraga 1978, 1985 Test de G de homogeneidad $P=0.05$ y contrastes "a posteriori" $P<0.05$).

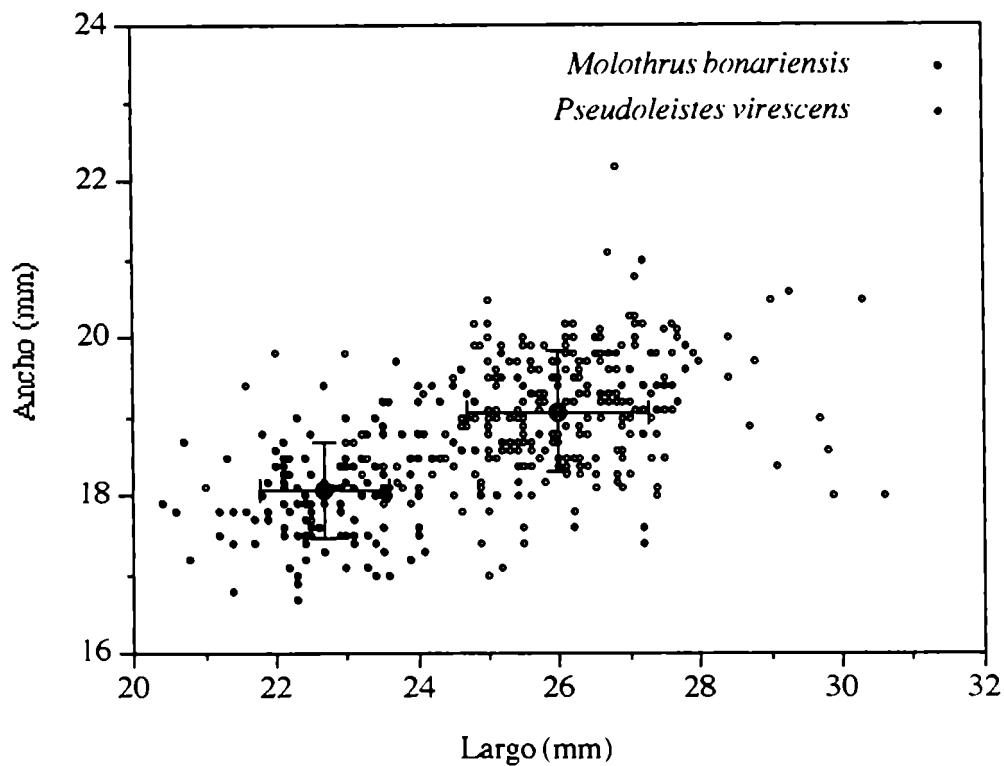


Figura 3.4: Medidas (largo y ancho) de los huevos de pecho amarillo (círculos vacíos, $n=302$) y de tordo renegrido (círculos llenos, $n=120$). Los círculos negros más grandes y las líneas indican las medias \pm el error estándar de la media para cada especie.

3.3.2 Supervivencia diaria de los nidos.

Los 101 nidos no parasitados que fueron seguidos desde la construcción o puesta representaron 297 días-nido de exposición durante el estadio de puesta, 500 en el de incubación y 161.5 en el de pichones. En base a las pérdidas observadas en cada estadio (Tabla 3.2) se obtuvieron supervivencias diarias de 0.845, 0.924 y 0.969 para los periodos de puesta, incubación y pichones respectivamente. La supervivencia diaria en el estadio de pichones fue mayor que en incubación y esta a su vez fue mayor que durante la puesta ($P<0.006$ para las 3 comparaciones).

Los 188 nidos parasitados representaron a 629 días-nido de exposición durante el estadio de puesta, 969 en el de incubación y 376 en el de pichones. Las supervivencias diarias en base a las pérdidas observadas en cada estadio (Tabla 3.2) fueron 0.868, 0.932 y 0.957 para los periodos de puesta, incubación y pichones respectivamente. Al igual que lo observado en los nidos no parasitados, la

supervivencia diaria en el estadio de pichones fue mayor que en incubación y esta, a su vez, fue mayor que durante la puesta ($P < 0.05$). No hubo diferencias en la supervivencia diaria entre nidos parasitados y no parasitados en ningún estadio ($P > 0.30$ en todas las comparaciones).

Asumiendo que 4.5 huevos es el tamaño de puesta promedio del hospedador y que la longitud promedio de los estadios de incubación y de pichones es de 13 y 11 días respectivamente, la probabilidad de que un nido no parasitado sobreviva desde la construcción es el producto de las supervivencias en todos los estadios (Mayfield 1975, Johnson 1979).

$$Pb(\text{supervivencia}) = 0.845^{4.5} \times 0.924^{13} \times 0.969^{11} = 0.119$$

La estimación del 11.9 % es semejante al 12.8 % obtenido a partir de la muestra de nidos seguidos desde la construcción o puesta (37/289). A su vez, la estimación de éxito obtenida a partir de la submuestra de nidos seguidos desde la construcción o puesta es menor que el 18.07 % obtenido al excluir de la estimación sólo a los nidos encontrados luego de la eclosión de los pichones (37/289 vs. 73/404, Test de G de homogeneidad, $P = 0.058$).

3.3.3 Efecto de las manipulaciones en la supervivencia de los nidos.

No se detectó efecto de la frecuencia de visitas del investigador sobre la supervivencia diaria de los nidos. Las supervivencias diarias para cada estadio en los nidos revisados en forma intensiva no difirieron de las de los 19 nidos revisados semanalmente ($P > 0.1$ en las 3 comparaciones).

3.4 Discusión

El éxito observado en los nidos de pecho amarillo es aparentemente muy bajo. De los nidos monitoreados desde la construcción o puesta, el 72.3 % de los nidos no parasitados se perdieron por predación y 18.9 % se perdieron por abandono: mientras que entre los nidos parasitados los porcentajes fueron 61.7 % y 24 % respectivamente (Tabla 3.1). Sólo aproximadamente el 12 % de los nidos que se inician llegan a producir pichones volantes. Al menos parte del bajo éxito es explicable por efecto del sitio de nidificación. Los nidos contruidos sobre cardos son menos exitosos que los contruidos en junquillos negros o cortaderas. Los

nidos en cardo podrían ser más accesibles a predadores por estar ubicados el borde del camino que a su vez, podría ser usado por ellos como ruta de desplazamiento durante la búsqueda de presas (Camp & Best 1994). Además, los cardos son muy frágiles frente a situaciones climáticas adversas como fuertes vientos y lluvias lo que hace que el nido rompa sus ataduras y se caiga. Ningún nido ubicado en junquillos o cortaderas cayó por efecto del mal tiempo. El éxito observado es sensiblemente menor que el promedio del 53.5 % calculado en una revisión de una decena de especies de América del Norte que construyen nidos abiertos en arbustos bajos o en el suelo (Martin & Li 1992). Sin embargo, las pérdidas son comparables al 62–93 % observado en especies de diversos hábitats que nidifican en arbustos (Martin 1993). Más de la mitad de los nidos de pecho amarillo que se inician (53.1 % estimado según la supervivencia diaria) no alcanzan a finalizar la puesta. Las supervivencias diarias aumentan durante la incubación donde dado ese requerimiento, existe un mayor tiempo de atención al nido. La supervivencia diaria de los nidos con pichones es aún mayor que en incubación.

Numerosos autores encuentran que los nidos en el estadio de pichones son los más vulnerables a la predación debido los continuos viajes de alimentación que realizan los padres y a los pedidos de alimento por parte de los pichones que hacen que el nido sea más conspicuo (Skutch 1949, Nice 1957, Young 1963, Redondo & Castro 1992, Schaub *et al* 1992, Kelly 1993). En otros trabajos en cambio, se observó que la supervivencia en el estadio de pichones es mayor que en el estadio de huevos (Roseberry & Klimstra 1970, Best & Stauffer 1980). En el pecho amarillo, el estadio de pichones resulta ser el menos vulnerable y, probablemente, el patrón de supervivencia observado no sea independiente del hecho que su sistema reproductivo incluye ayudantes en el nido. Según Orians y colaboradores (1977) éstos pueden asociarse al nido desde la incubación, pero su número tiende a aumentar a partir del nacimiento de los pichones. Las observaciones de tiempo de atención al nido (ver sección 6.3.3), muestran que la proporción del tiempo total en que un adulto permanece en el nido o a menos de 10 m del mismo (y que potencialmente podría defenderlo frente a predadores de tamaño comparable) aumenta en el mismo sentido que las supervivencias diarias. Durante la puesta temprana (1-2 huevos), el tiempo de atención al nido es de apenas del 30 % y aumenta al 70 % durante la puesta tardía (+ de 3 huevos) e incubación.

En general, se ha asumido que la sincronía en la eclosión de los pichones es la condición típica; por lo que los desvíos de esta sincronía deben ser explicados de algún modo (Ricklef 1965). Los primeros trabajos que discuten existencia de asincronía en la eclosión en las aves, la plantean como una adaptación a ambientes en los que la oferta de alimento es poco predecible al inicio de cada temporada reproductiva (Lack 1947, Ricklef 1965, Howe 1976, O'Connor 1978). En ese caso sería adaptativo que el tamaño de puesta coincidiera con el máximo número de pichones que pudieran ser criados durante las temporadas en las que el alimento es abundante. Al iniciar la incubación antes de la puesta del último huevo, los pichones nacen a distintos tiempos y por lo tanto, poseen distintos niveles de desarrollo. Si el alimento es abundante, todos los pichones nacidos lograrían abandonar el nido. Cuando la oferta alimentaria no llega a ser suficiente, la competencia por alimento entre hermanos produciría un ajuste en el número de pichones que efectivamente pueden ser criados con ese nivel de alimento entregado al nido. Cuando el alimento es limitante se pierden el o los últimos pichones nacidos que son justamente aquellos que han recibido una menor proporción de la inversión parental total.

Posteriormente al hacer una revisión de la información empírica, Clark y Wilson (1981) encuentran que en las especies altriciales, el inicio de la incubación con la puesta del anteúltimo huevo sería el comportamiento habitual, por lo que en realidad la sincronía completa en la eclosión de los pichones es en realidad la excepción. Estos autores elaboran un modelo en el que la reducción de nidada surge como adaptación para minimizar la predación cuando ésta aumenta durante el estadio de pichones. En el pecho amarillo, la mortalidad de los nidos en el estadio de pichones es la menos significativa, por lo que la reducción de nidada observada no ajusta a ese modelo. Otras explicaciones alternativas a este fenómeno, proponen que el inicio de la incubación antes de la puesta completa sería necesario para garantizar la viabilidad de los huevos y la asincronía en la eclosión de los pichones resultante sería simplemente una consecuencia inevitable (Veiga & Viñuela 1993).

La proporción de nidos del pecho amarillo con al menos 2 pichones donde ocurrió reducción de nidada (42.6 %) es semejante a los valores registrados en otros Ictéridos como por ejemplo *Agelaius phoeniceus* (40.8 %, Wittingham & Robertson 1994) y *Xanthocephalus xanthocephalus* (59 %, Richter 1984). Incluso, sin dar información de la frecuencia con que ocurre, varios autores registran que una de las principales causas de mortalidad entre los pichones de otros Ictéridos sería la reducción de nidada (Howe 1976, Wiley & Wiley 1980). En todos los casos anteriores, el sistema de apareamiento es poligínico (Wiley & Wiley 1980, Richter 1984, Wittingham & Robertson 1994) o flexible (Howe 1976) lo que implica que el

macho a menudo no asiste a la hembra con la crianza de los pichones. No es de extrañar entonces, que en muchos casos las entregas de alimento al nido no sean suficientes. Sin embargo, la reducción de nidada también ha sido observada en otro Ictérico que posee ayudantes en el nido, el tordo músico *Molothrus badius* (Fraga 1986). Dado que el tordo músico posee un nivel de parasitismo cercano al 100 % por parte del tordo pico corto *M. rufoaxillaris* (Mason 1980, Fraga 1986), no es posible analizar su impacto en ausencia del parasitismo de cría. La mortalidad de los pichones de tordo músico por reducción de nidada registrada por Fraga (1986) fue del 18.5 % y es comparable al 18.9 % observado en los nidos no parasitados del pecho amarillo.

La temporada reproductiva del pecho amarillo prácticamente está incluida por completo dentro de la del tordo renegrido. Sólo los pocos nidos muy tempranos (iniciados durante la segunda quincena de septiembre, Figura 3.2) escapan al parasitismo, mientras que el resto son altamente parasitados. Tanto el porcentaje de parasitismo así como el número de huevos parásitos por nido aumentan hacia el final de la temporada, patrón observado en otros de los hospedadores estudiados (Fraga 1978, Salvador 1984, Fraga 1985). El nivel de parasitismo encontrado del 66 %, es alto pero comparable al 60-78 % observado en otros hospedadores de zonas de distribución histórica (Sick 1958, King 1973, Fraga 1978, Salvador 1984, Fraga 1985, Cruz *et al* 1990). Incluso es menor que el 85-100 % registrado para algunas especies de áreas de expansión reciente (Post & Wiley 1977a, Cruz *et al* 1985, Wiley 1985, Post *et al* 1990). Sin embargo, dos estudios realizados en Canal 2 durante noviembre-diciembre de 1994 en otras especies de Ictéricos, encontraron niveles de parasitismo sensiblemente menores: 48 % en el varillero común *Agelaius ruficapillus* (Lyon inédito) y 27 % en el varillero de ala amarilla *A. thilius* (Massoni & Reboreda 1995). La mayor presión de parasitismo del tordo renegrido sobre el pecho amarillo podría indicar una cierta preferencia o una mayor accesibilidad de sus nidos para las hembras parásitas.

El pecho amarillo es aparentemente más eficiente como hospedador que las calandrias o chingolos, dos especies que nidifican en el área en donde se realizó el estudio. Además, en el estudio realizado en el chingolo, el 84.4 % de los nidos estudiados fueron localizados ya iniciada la incubación (Fraga 1978, 1983a), por lo que se podría estar subestimando el efecto de la predación en la calidad de ese hospedador. El mayor tamaño corporal del pecho amarillo con respecto al tordo renegrado no disminuyó su calidad como hospedador. En cambio en el tordo cabeza marrón *M. ater*, se ha observado que los hospedadores más pequeños serían responsables de la cría exitosa de la mayoría de los volantones parásitos (Scott & Lemon 1996).

En el capítulo siguiente se discuten las adaptaciones del tordo renegrado al parasitismo y se busca identificar cuáles de ellas son las responsables del alto éxito reproductivo obtenido en nidos de este hospedador.

Capítulo 4

Adaptaciones del tordo renegrado al parasitismo: su interacción con el pecho amarillo.

4.1 Introducción

Entre los parásitos de cría altriciales existen dos estrategias principales en cuanto a las adaptaciones de sus pichones. En la mayoría de los cuclillos estudiados (*Cuculus*, *Cacomatis*, *Chrysococcyx*) el pichón parásito, expulsa a los demás pichones y huevos que hay en el nido poco tiempo después de la eclosión (Davies & Brooke 1988, Rothstein 1990, Brooker & Brooker 1991). Al menos en un género de cuclillos (*Tapera*) y en todos los Indicatoridae parásitos, el pichón nace con un gancho en el pico con el que mata a los demás pichones (Friedmann 1955, Morton & Farabaugh 1979, Salvador 1982). En ambos casos, el pichón parásito queda como único ocupante del nido no debiendo competir con otros pichones por alimento o cuidado parental.

Por el contrario, en un género de cuclillos (*Clamator*), los *Vidua*, *Anamospiza imberbis* y todos los tordos, el pichón parásito carece de cualquier comportamiento agresivo hacia los huevos y pichones que hay en el nido, por lo que compete con otros pichones (parásitos o del hospedador) que pudieran nacer.

Las adaptaciones descritas para disminuir el efecto de la competencia en el nido entre pichones parásitos y del hospedador son: 1) destruir algunos huevos del hospedador en el nido a parasitar (Friedmann 1929, Carter 1986, Sealy 1992), 2) seleccionar como hospedadores especies de menor tamaño corporal (Friedmann 1929), 3) poseer períodos de incubación relativamente más cortos que los de sus hospedadores lo que hace que los pichones parásitos sean los primeros en nacer y queden en situación ventajosa frente a los demás pichones (Arias de Reyna 1982, Brisky & Sealy 1990), 4) poseer una tasa de crecimiento mayor que la de los pichones del hospedador (Werschkul & Jackson 1977, Soler & Soler 1991) y 5)

desarrollar un comportamiento de pedido de alimento más intenso que el de los pichones de su hospedador (Hudson 1920, Gochfeld 1979, Briskie *et al* 1994).

Varios estudios sobre la biología del tordo renegrado en cuanto a la selección de hospedadores (Cruz *et al* 1985, Wiley 1985, 1988) y a su interacción con estas especies fueron realizados en las Antillas y Puerto Rico (Post & Wiley 1977a y b, Cruz *et al* 1985, Wiley 1985, Post *et al* 1990). Esta zona fue colonizada por el tordo renegrado recién a partir la década del 50 y los hospedadores estudiados carecen en general de adaptaciones frente al parasitismo de cría (pero ver Cruz *et al* 1985, Post *et al* 1990). En las áreas donde el tordo renegrado tiene una larga historia de simpatria con sus hospedadores, sólo se ha estudiado su interacción con 4 especies: el chingolo *Zonotrichia capensis* (Sick 1958, King 1973, Fraga 1978), la calandria *Mimus saturninus* (Salvador 1984, Fraga 1985), el turpial de agua *Agelaius icterocephalus* (Cruz *et al* 1985, 1990) y el tordo músico *Molothrus badius* (Fraga 1986).

En el capítulo 3 se presentaron datos sobre el éxito reproductivo del tordo renegrado. El éxito observado en nidos de pecho amarillo (12.8 %) es mayor que el registrado en nidos de calandria y de chingolo, dos hospedadores que también nidifican en la zona de estudio (6.7 % y 5.8 %; respectivamente, Fraga 1978, 1985). Además, los pichones parásitos abandonan los nidos del pecho amarillo con un peso promedio mayor (alrededor de 40 g) que el obtenido en nidos de esos dos hospedadores (32 y 33 g respectivamente, Fraga 1978, 1985), lo que podría aumentar su probabilidad de supervivencia futura. Los adultos de pecho amarillo pesan 75-80 g frente a los 40-60 g del tordo renegrado (subespecie *M. b. bonariensis*), por lo que, los resultados previos no son los que se esperaba obtener si la competencia con los pichones del hospedador fuera un factor de importancia para el desarrollo de los pichones parásitos.

El objetivo de este capítulo es analizar las adaptaciones del tordo renegrado al parasitismo a través de su interacción con el pecho amarillo. Se busca principalmente identificar que comportamientos o adaptaciones son responsables del alto éxito reproductivo observado en este hospedador de mayor tamaño corporal.

4.2 Materiales y métodos

4.2.1. Oferta de nidos de pecho amarillo en puesta y eventos de parasitismo.

Para analizar si existía alguna relación entre la oferta de nidos en puesta y el número de eventos de parasitismo, se dividió a las temporadas reproductivas en períodos de 5 días. La relación entre la oferta de nidos en puesta y el número de eventos de parasitismo se analizó mediante una regresión polinomial (Zar 1996).

Dada la alta tasa de predación y abandono que presentan los nidos de pecho amarillo en ese estadio, la oferta de nidos se midió en unidades de día-nido (Mayfield 1975, Capítulo 3). Sólo se trabajó con los datos de las temporadas reproductivas de 1993-94, porque el esfuerzo de búsqueda de nidos durante 1992 fue menos exhaustivo (ver 3.2.1).

4.2.2 Selección de nidos o parasitismo al azar? Distribución de los huevos de tordo renegrido en nidos de pecho amarillo.

Cuando la estación reproductiva del hospedador está completamente incluida dentro de la del parásito de cría como es el caso de este estudio, puede obtenerse información sobre cómo las hembras seleccionan los nidos a parasitar. Si las hembras de tordo renegrido no discriminan y parasitan los nidos de pecho amarillo al azar una vez localizados, es de esperar que la distribución de nidos con 0, 1, 2, 3, 4, ...i huevos de tordo renegrido se aproxime a una distribución de Poisson (Mayfield 1965 b). Cuando las frecuencias observadas difieren de las esperadas según Poisson, el análisis indica que algunos nidos serían más difíciles de parasitar que otros. Cuando se excluye del análisis a los nidos que no parasitados, se genera una distribución de "Poisson truncada". La comparación entre las frecuencias observadas y las generadas por la distribución de Poisson truncada, revela si las hembras parásitas "evitan" parasitar nidos que ya han sido parasitados (Orians *et al* 1989).

El análisis de las frecuencias observadas de huevos parásitos vs. las esperadas según la distribución de Poisson y de Poisson truncada, se realizó mediante el test de Chi-cuadrado de bondad de ajuste. El análisis se realizó con los datos de las 3 temporadas (1992-1994). Para corregir por un posible efecto de la época del año, se repitió el análisis dividiendo al total de nidos según el mes de inicio (octubre, noviembre y diciembre).

4.2.3 Parasitismo según el estadio del nido.

Los eventos de parasitismo del tordo renegrido fueron clasificados de acuerdo a la etapa del ciclo de nidificación del hospedador en que fue puesto el huevo parásito. Un nido se consideró parasitado durante la construcción cuando el huevo de tordo apareció antes de la puesta del primer huevo del hospedador, siendo este nido posteriormente atendido. Se lo consideró parasitado durante la puesta cuando el huevo parásito fue puesto simultáneamente con algún huevo del hospedador y durante la incubación cuando el evento de parasitismo ocurrió luego de la puesta del último huevo del hospedador. Todos los casos anteriores corresponden a parasitismo de nidos activos. Un evento de parasitismo ocurrió en nidos no activos cuando el huevo fue puesto durante la construcción en nidos posteriormente no ocupados, o en nidos previamente ocupados pero que al momento de ser parasitados habían sido predados o abandonados.

4.2.4. Número mínimo de hembras que parasitan un nido.

El parasitismo múltiple es decir, la presencia de más de un huevo parásito por nido, afectó a más de la mitad de los nidos parasitados (ver capítulo 3). Los huevos parásitos en ese caso pueden pertenecer a la misma hembra o a hembras distintas. El número mínimo de hembras que parasitan un nido, cuando éste fue parasitado con un único morfo, se calculó como el máximo número de huevos parásitos que recibió por día. Cuando fue parasitado con más de un morfo, el número mínimo de hembras que parasitaron se corresponde con el número de distintos morfos de huevos parásitos. Para estimar cuántos casos de parasitismo múltiple involucraron a más de una hembra, se trabajó con una submuestra de nidos con parasitismo múltiple que fueron seguidos diariamente durante todo el período en el que fueron parasitados (puesta e incubación temprana).

4.2.5. Ubicación temporal del comportamiento de picadura o remoción de huevos.

Para estimar cuándo se produce la picadura o remoción de huevos en el tordo renegrido, se utilizó la información proveniente de los nidos con parasitismo simple que fueron localizados al menos un día antes de ser parasitados y donde se detectaron picaduras o pérdida de huevos. En nidos con parasitismo múltiple, si los eventos de parasitismo ocurrieron en días distintos, no es posible asociar temporalmente el comportamiento de picadura o remoción de huevos con respecto al parasitismo en sí, por lo que estos nidos no fueron utilizados en la estimación. Los nidos con parasitismo múltiple en los que todos los eventos de parasitismo

ocurrieron el mismo día se incluyeron en la estimación sólo si hubo remoción o picadura de huevos y fueron localizados al menos un día antes de ser parasitados.

Dado que el parasitismo múltiple afecta más de la mitad de los nidos parasitados, en un gran número de ocasiones la hembra de tordo que llega a un nido para picar o remover un huevo estaría en condiciones de elegir entre huevos parásitos o del hospedador. Para poder estimar si la picadura o remoción es o no al azar, se utilizó la información de todos los nidos donde se detectó picadura y/o remoción de huevos y que 24 hs. antes contenían huevos de ambas especies. Asumiendo que el contenido del nido no varió desde el día anterior al evento de picadura, se determinó cuántos de los huevos presentes el día anterior permanecieron intactos en el nido. La comparación entre el número de huevos de ambas especies que resultaron intactos contra los que efectivamente fueron picados o removidos, se realizó mediante un test exacto de Fisher (Daniel 1978).

4.2.6 Períodos de incubación y desarrollo de los pichones de ambas especies.

En la mayoría de las especies altriciales, la incubación propiamente dicha se inicia a partir de la puesta del anteúltimo huevo (Clark & Wilson 1981). Sin embargo, se ha comprobado que en algunos casos puede haber cortos períodos de incubación intermitentes antes de la incubación completa (Clark & Wilson 1981). Para evitar el sesgo producto de la incertidumbre del verdadero inicio de la incubación en la estimación de dicho período, se recomienda considerar solamente al último huevo de cada puesta (Nice 1954). El período de incubación de una determinada especie queda definido como el tiempo transcurrido entre la puesta y eclosión del último huevo de la nidada. En el caso de los parásitos de cría, el sesgo no puede evitarse, por lo que se considera que el hospedador comienza a incubar con el anteúltimo huevo (Briskie & Sealy 1990). Si el huevo parásito fue puesto antes o el mismo día que el anteúltimo huevo del hospedador, su período de incubación se define como el intervalo de tiempo entre la puesta del anteúltimo huevo del hospedador y la eclosión del huevo parásito. Si el huevo parásito fue puesto después, su período de incubación queda definido como el intervalo de tiempo transcurrido entre su puesta y eclosión.

Para construir las curvas de crecimiento de los pichones de ambas especies, se utilizaron las medias diarias de los pesos de los pichones. Se utilizó la metodología propuesta por Ricklefs (1967) que implica ajustar los datos de crecimiento en peso a una curva de tipo logístico. A partir del ajuste se determinan tres parámetros: la

asíntota (A) que corresponde al peso asintótico antes de abandonar el nido en las especies altriciales, la tasa de crecimiento promedio (K) que es una medida de la tasa a la que dicha asíntota es alcanzada y el punto de inflexión (t_0) o día de máximo crecimiento. Las curvas logísticas se transforman en rectas cuyas pendientes son directamente proporcionales al K. La estimación de todos los parámetros se obtiene mediante un ajuste iterativo a partir de una primera estimación de la asíntota (A) que usualmente se realiza por medio del análisis visual de la curva de peso. Para acelerar dicho proceso, la primer estimación de A se obtuvo a partir del ajuste de las medias diarias de los pesos por cuadrados mínimos a una función logística de la forma:

$$\frac{A}{1 + e^{-K(t-t_0)}}$$

Las tasas de crecimiento promedio (K) de ambas especies se compararon analizando las diferencias entre las pendientes de las rectas de regresión usando el test de t (Zar 1996).

Para todos los análisis del desarrollo en peso, se utilizaron los datos de los pichones que llegaron a volantones y aquellos que fueron posteriormente predados. Se excluyeron únicamente datos de pichones que murieron en el nido por competencia por alimento porque se consideró que su crecimiento, y por consiguiente la curva de peso resultante, era atípica.

Para estudiar la incidencia de la mortalidad de pichones por competencia en el nido, se consideraron aquellos nidos no predados donde habían nacido 2 ó más pichones de una o ambas especies.

4.3 Resultados

El número promedio de huevos parásitos por nido en nidos localizados en construcción o puesta y que llegaron al estadio de incubación fue de 2.09 ± 0.14 huevos ($n=110$ nidos, rango 1-8). El 53 % de los nidos fue afectado por parasitismo múltiple, es decir, recibió más de un huevo parásito. Del total de 541 huevos parásitos observados, 33 (6%) fueron del morfo blanco, 22 (4 %) del morfo intermedio y 486 (90 %) del morfo manchado.

4.3.1. Oferta de nidos de pecho amarillo en puesta y eventos de parasitismo.

El éxito de la estrategia de un parásito de cría reside en colocar su huevo durante la puesta del hospedador. Si los parásitos de cría responden a la oferta de nidos en puesta, existirá una función positiva entre nidos en puesta y eventos de parasitismo. El número de eventos de parasitismo ajustó a una función cuadrática de la oferta de nidos en puesta ($r^2 = 0.72$, $P < 0.0001$, Figura 4.1). Si bien el término cuadrático fue muy pequeño (del orden de 10^{-3}), tanto éste como el término lineal, fueron altamente significativos ($P < 0.001$ y $P = 0.008$ respectivamente); no así la intersección ($P = 0.79$). De esta forma, el número de eventos de parasitismo sería directamente proporcional a la oferta de nidos en puesta y sólo se verifica una caída leve frente a ofertas mayores a 50 días-nido (Figura 4.1).

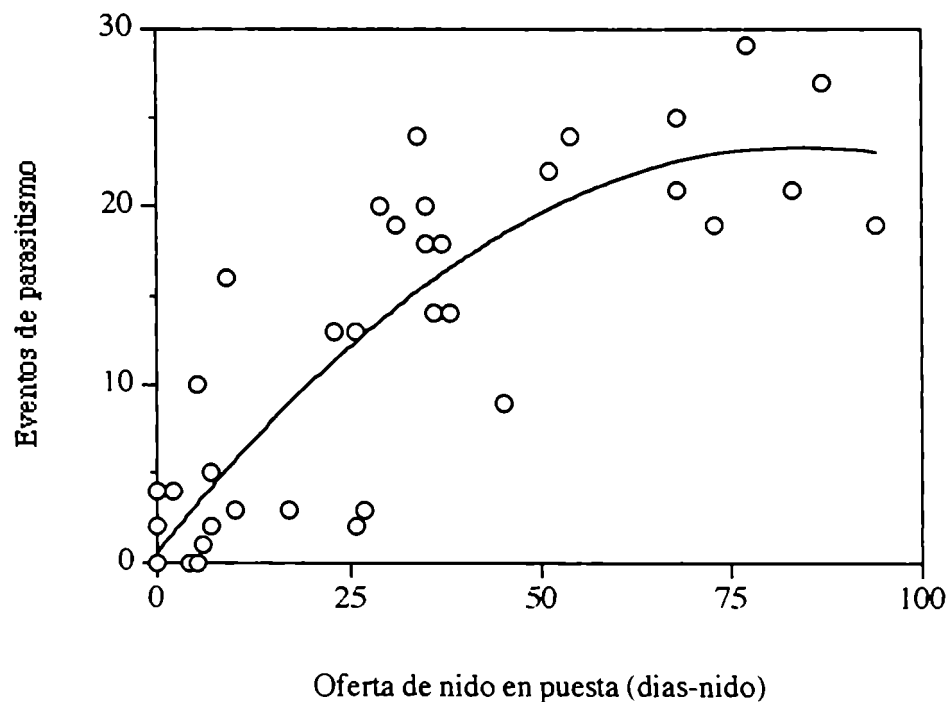


Figura 4.1: Eventos de parasitismo en función de la oferta de nidos en puesta en períodos de 5 días. La oferta de nidos en puesta se midió en unidades de días-nido. Se grafican los datos conjuntos de las temporadas 1993-94 (39 períodos). Los casos de parasitismo ocurridos cuando la oferta de nidos en puesta fue 0, ocurrieron en nidos en incubación o abandonados. La función ajustada fue de la forma $y = 0.522 + 0.541 X + 0.0032 X^2$. Sólo el término independiente fue no significativo.

4.3.2 Distribución de los huevos de tordo renegrado en nidos de pecho amarillo.

Las frecuencias observadas de huevos de tordo renegrado en nidos de pecho amarillo no ajustaron a la distribución de Poisson (Chi-cuadrado de bondad de ajuste, $gl = 5$, $P = 0.0001$). Se observó un mayor número de nidos no parasitados y con niveles de

parasitismo altos (más de 5 huevos parásitos). A su vez, la categoría con uno y dos huevos parásitos, fue menor que lo esperado por azar (Figura 4.2). Tampoco se verificó el ajuste a la distribución de Poisson truncada (Chi-cuadrado de bondad de ajuste $gl=4$ $P=0.0001$). En forma similar, se observaron un mayor número de nidos parasitados con un huevo y con más de 5 huevos, mientras que los nidos parasitados con 2 huevos fueron menos que los esperados. Cuando se analizan los datos por período de la temporada reproductiva (mes), los resultados obtenidos son similares ($P<0.05$ en todas las comparaciones) excepto durante el mes de diciembre. Durante este mes las frecuencias observadas no difieren de la distribución de Poisson ($P=0.22$), pero si de la distribución de Poisson truncada ($P<0.03$).

4.3.3 Parasitismo según el estadio del nido.

Las hembras de tordo parasitaron los nidos activos más frecuentemente antes del inicio de la incubación (puesta del anteúltimo huevo, Figura 4.3). El 80 % de los eventos de parasitismo ocurrieron durante la puesta y antes del inicio de la incubación.

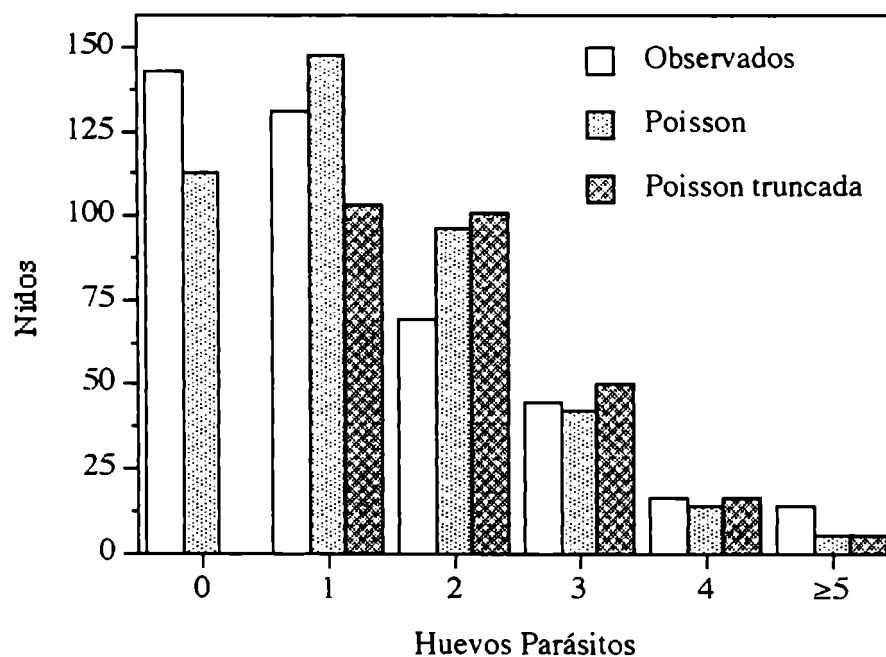


Figura 4.2: Distribución de frecuencias de los huevos de tordo renegrido en nidos de pecho amarillo: observada (barras blancas), completamente al azar (Poisson, barras grises) y al azar dentro de los nidos parasitados (Poisson truncada, barras gris oscuro). Son significativas las diferencias con la distribución de Poisson y con la de Poisson truncada (Chi-cuadrado de bondad de ajuste $P=0.001$ en ambas comparaciones).

Además de los eventos de parasitismo que pudieron ser asignados a un determinado día del ciclo de nidificación del hospedador ($n=120$, Figura 4.3), hubo otros 244 para los cuales sólo pudo saberse si ocurrieron en el nido cuando éste era activo o inactivo.

Del total de los 364 eventos de parasitismo, sólo 9 ocurrieron durante la construcción en nidos no ocupados ($n=3$ nidos) y 20 en nidos luego de que éstos fueran abandonados o predados ($n=10$ nidos).

4.3.4. Número mínimo de hembras que parasitan un nido.

Sesenta nidos con parasitismo múltiple fueron observados diariamente sin interrupción durante la puesta e incubación temprana. En 35 nidos (58.3 %) hubo evidencias de parasitismo por parte de más de una hembra: es decir recibieron más de un huevo parásito por día y/o fueron parasitados con huevos de morfos de coloración distintos. Veintiocho nidos fueron parasitados por al menos 2 hembras; 6 por al menos 3 y 1 por al menos 4.

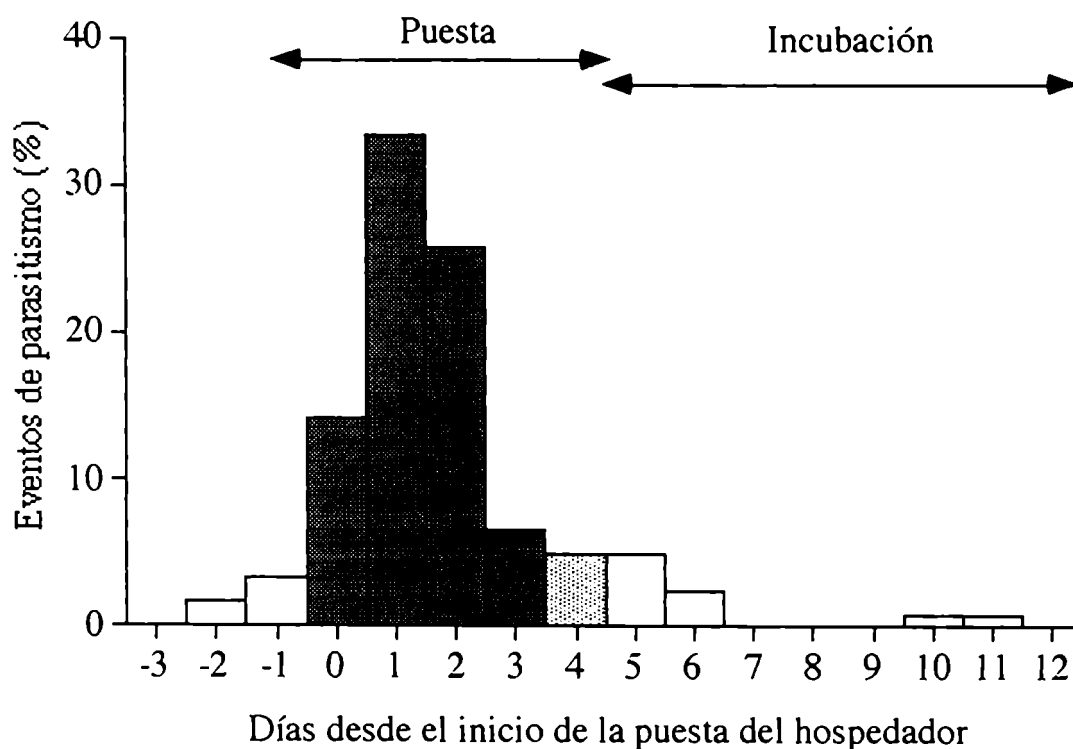


Figura 4.3: Frecuencia de eventos de parasitismo ($n=120$) en las distintas etapas del ciclo de nidificación del hospedador. El día 0 corresponde al inicio de la puesta. El día 4 (grisado) correlaciona con la puesta del quinto huevo en puestas de 5 y con el primer día de puesta completa en puestas de 4 huevos. Se estima que la incubación se inicia con la puesta del anteuúltimo huevo; según el tamaño de puesta correspondería con los días 2 y 3.

4.3.5 Ubicación temporal del comportamiento de picadura o remoción de huevos.

Se pudo determinar la fecha exacta de la picadura o remoción de huevos en 17 nidos; 3 de los cuales fueron parasitados más de una vez durante un único día (parasitismo múltiple simultáneo). Asumiendo que las hembras que pican son las mismas que parasitan (Sealy 1992), el 76.8 % de las picaduras o remociones ocurrieron en el intervalo comprendido entre el día anterior y posterior al evento de parasitismo (Figura 4.4).

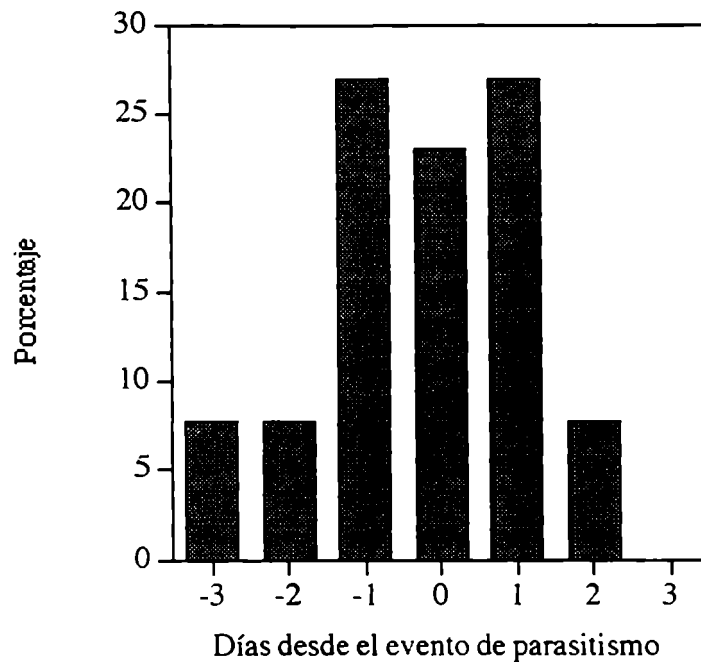


Figura 4.4: Ubicación temporal del comportamiento de remoción o picadura de huevos con respecto al evento de parasitismo. Se grafica la proporción del total de remociones o picaduras de huevos en función del intervalo de tiempo en días con respecto a la aparición del huevo parásito en el nido. Intervalos de tiempo negativos corresponden a casos en que la remoción precedió al evento de parasitismo y el intervalo 0 a pérdidas detectadas el mismo día en que apareció el huevo parásito. Se grafica la información de 17 nidos observados diariamente al menos desde un día antes de ser parasitados donde hubo picadura o pérdida de huevos (14 con parasitismo simple y 3 con parasitismo múltiple simultáneo, n=23 eventos de parasitismo).

Dado que la mayor parte de las picaduras y/o remociones ocurren dentro del intervalo un día antes y un día después al evento de parasitismo, para no subestimar la frecuencia de la asociación del comportamiento de picadura y/o remoción de huevos con el de la puesta del huevo parásito, los nidos deben de haber sido observados diariamente al menos durante ese período. La frecuencia de picadura de huevos se estimó utilizando todos los nidos con parasitismo simple localizados al menos un día antes de que fueran parasitados y que no fueron predados hasta 1-2 días después de ser parasitados. Los nidos con parasitismo múltiple fueron incluidos

sólo si fueron localizados al menos un día antes del primer evento de parasitismo y no fueron predados hasta 1-2 días después del último. Todas las picaduras o desapariciones de huevos se atribuyeron a los parásitos si ocurrieron dentro de ese período.

Con este criterio, en nidos con parasitismo simple se picaron o perdieron 0.83 ± 0.21 huevos del hospedador frente a los 1.55 ± 0.18 en nidos con parasitismo múltiple (Test de Mann–Whitney, $P=0.01$, $n=23$ y $n=36$ respectivamente). Sin embargo, si se relativizan las pérdidas de huevos del hospedador al número de eventos de parasitismo ocurridos, las diferencias dejan de ser significativas (pérdidas/total de huevos parásitos: 0.83 ± 0.21 vs. 0.60 ± 0.07 , $P=0.75$).

En el 58 % (21/36) de los nidos con parasitismo múltiple, se detectó la pérdida de huevos del parásito. También se verificó la pérdida de huevos parásitos en el 13 % (3/23) de los nidos con parasitismo simple. Las pérdidas de huevos del parásito en nidos con parasitismo simple fueron menores que las que ocurrieron en nidos con parasitismo múltiple (0.13 ± 0.07 huevos vs. 0.78 ± 0.14 huevos, Test de Mann–Whitney, $P=0.0007$). Estas diferencias se mantienen aún si se controla por número de eventos de parasitismo (pérdidas/total de huevos parásitos: 0.13 ± 0.07 vs. 0.28 ± 0.04 , $P=0.007$).

Si se consideran las pérdidas de huevos de ambas especies, por evento de parasitismo se pierde aproximadamente un huevo sin que existan diferencias entre nidos con parasitismo simple o múltiple (pérdidas/total de huevos parásitos: 0.957 ± 0.25 vs. 0.86 ± 0.09 , $P=0.3$).

Para analizar si el tordo renegrado picaba diferencialmente huevos del hospedador o del parásito cuando se le presentaba la opción de elegir, se analizó la picadura y/o remoción de huevos en nidos donde, al momento de realizar ese comportamiento, estaban presentes huevos de las dos especies. En 54 ocasiones la hembra de tordo picó y/o removió huevos en nidos donde había huevos parásitos y del hospedador. Las frecuencias de picadura o remoción de huevos fueron mayores para los huevos del hospedador que para los huevos del parásito. Se picaron o removieron el 31.3 % (46/147) de los huevos del hospedador frente al 12.6 % (14/111) de los huevos del parásito (Test exacto de Fisher, $P=0.0003$). Si se excluye del análisis los casos de remociones, la hembra de tordo pudo elegir en 28 instancias. Fueron picados 24/67 huevos del hospedador frente a los 4/54 huevos parásitos (Test exacto de Fisher, $P=0.004$). Se realizó una única observación de visita a nidos de una hembra parásita

que fue seguida de picadura de huevos. Ese nido contenía 2 huevos de tordo renegrido y 1 de pecho amarillo y resultó dañado el único huevo de pecho amarillo.

4.3.6 Períodos de incubación y desarrollo de los pichones de ambas especies.

En base a los criterios enunciados en la sección 4.2.6, el período de incubación de los huevos del hospedador fue de 14.09 ± 0.17 días (rango 13-15, $n=10$) y el de los huevos parásitos fue de 11.95 ± 0.18 días (rango 10-13, $n=20$, figura 4.6 a).

Al nacer, los pichones del hospedador pesaron 4.3 ± 0.08 g ($n=81$), alcanzando la máxima tasa de incremento en peso entre los días 5 y 6 ($t_0 = 5.23$). El peso promedio al abandonar el nido (días 11-14), fue de 49 ± 0.62 g ($n=57$, rango 40-58 g, Figura 4.5).

Los pichones parásitos nacieron con menor peso (3.5 ± 0.07 g, $n=50$) y alcanzaron la máxima tasa de incremento en peso entre los días 4 y 5 ($t_0 = 4.29$). El peso promedio al momento de abandonar el nido (días 10-13 luego de la eclosión), fue de 41.3 ± 0.62 g ($n=39$, rango 34.5-48 g, Figura 4.5).

Si se comparan las tasas de incremento promedio en peso (K) de los pichones del parásito y del hospedador, los pichones del parásito alcanzaron más rápidamente su propia asíntota que los del hospedador ($K= 0.524$ vs. $K= 0.440$ respectivamente, prueba de t para comparar pendientes de regresión, $t_{22} = 4.2$ $p < 0.001$, Figura 4.7).

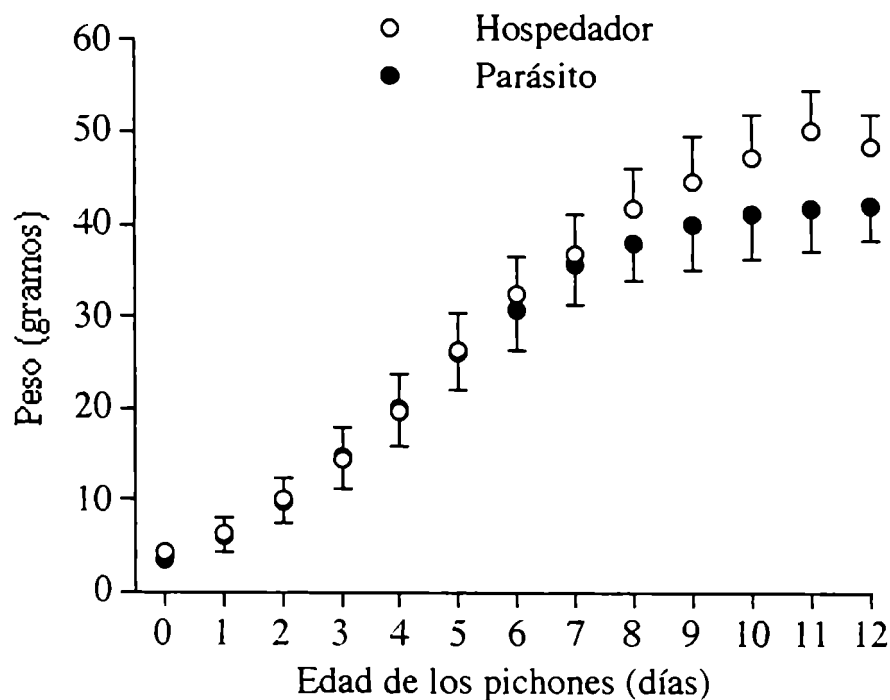


Figura 4.5: Desarrollo en peso de los pichones del hospedador (n° inicial =87) y del parásito (n° inicial =50) durante el período en el que permanecen en el nido (medias \pm DS).

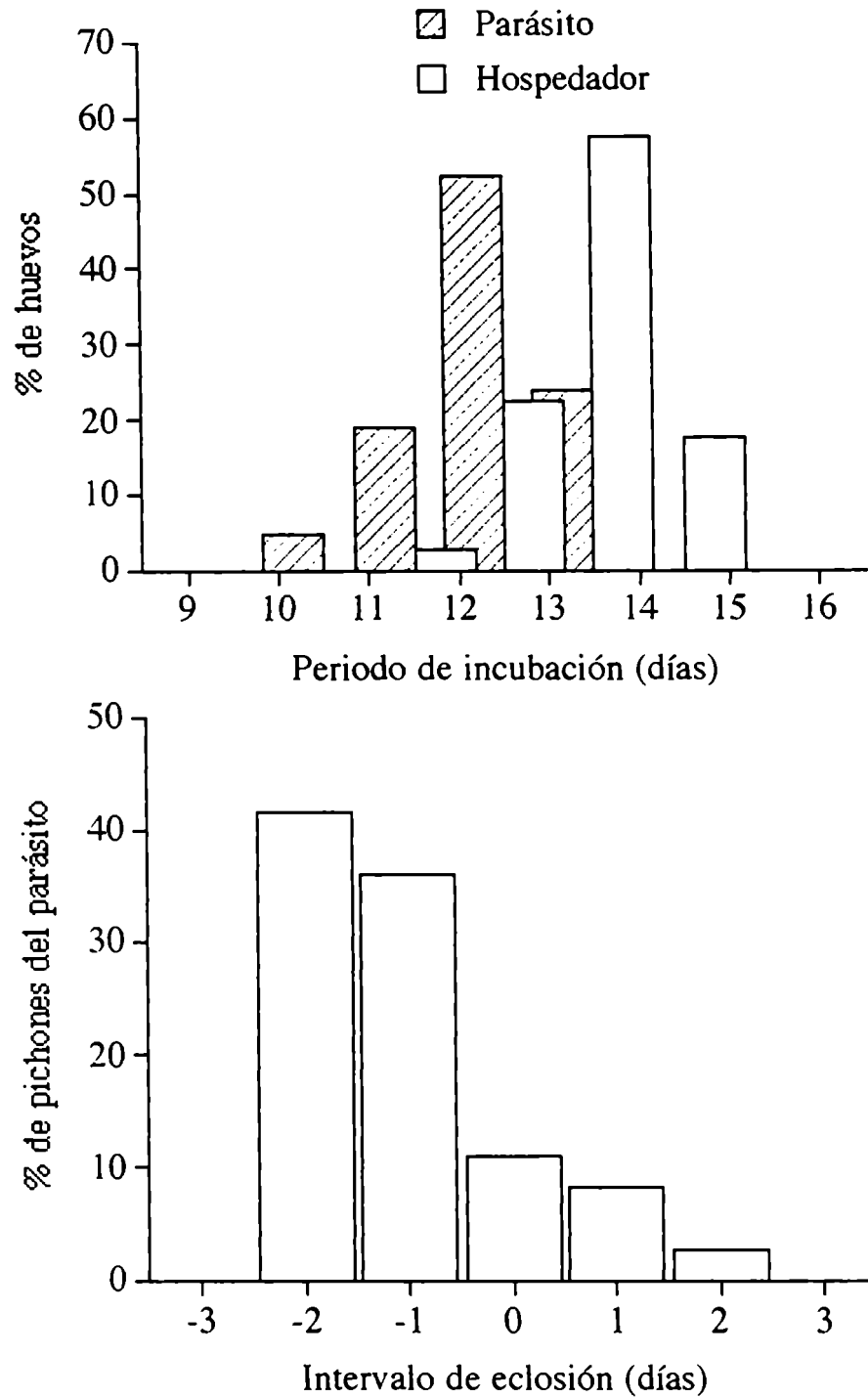


Figura 4.6: Parte superior: Distribución de frecuencias de los períodos de incubación de los huevos del parásito (n=20) y del hospedador (n=10).
 Parte inferior: intervalo entre la eclosión del primer pichón del hospedador y el del pichón parásito. Los datos corresponden a los nidos con parasitismo simple donde eclosionaron ambas especies (n=36). El intervalo 0 corresponde a la eclosión simultánea de los pichones del parásito y del hospedador, mientras que valores negativos y positivos a casos en que el parásito eclosionó antes o después respectivamente.

La hembra de tordo parasitó preferentemente entre la puesta del 1° y 3° huevo del hospedador, antes de que éste inicie la incubación (Figura 4.3). Como el período de incubación de los huevos del pecho amarillo es en promedio 2 días más largo que el del parásito, en un 78 % de los nidos el pichón parásito eclosionó 1 ó 2 días antes que el primer pichón del hospedador (Figura 4.6 b). Como resultado de ello, el crecimiento en peso dentro del nido del pichón parásito estuvo 1 ó 2 días adelantado. En consecuencia, el pichón de tordo fue el de mayor tamaño corporal dentro del nido y sólo fue superado por los pichones de pecho amarillo cuando ya había alcanzado su propia asíntota en peso (Figura 4.8). El efecto del mayor grado de desarrollo dentro del nido determinaría que el pichón de tordo resulte favorecido en la competencia interespecífica. Este efecto se pone claramente de manifiesto cuando se analiza la competencia en nidadas mixtas no predadas, es decir nidadas parasitadas donde eclosionaron ambas especies. El éxito para cada especie medido como proporción de los pichones nacidos que llegan a abandonar el nido, fue significativamente menor para el hospedador que para el parásito (volantones/pichones eclosionados; hospedador: 0.73 ± 0.06 , parásito: 0.95 ± 0.03 , test pareado de los signos, $P=0.002$ $n=36$, Figura 4.9).

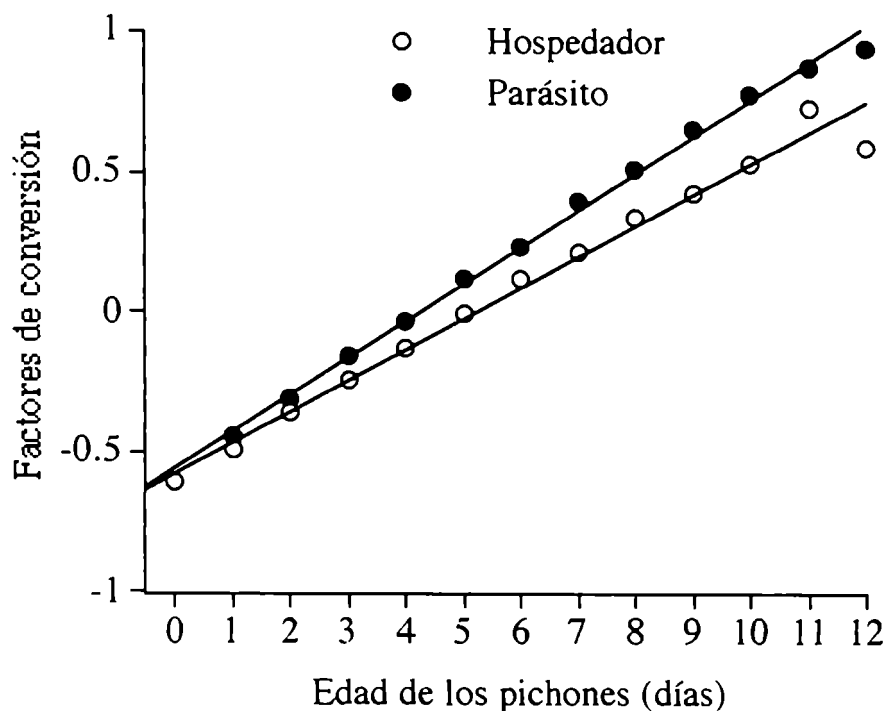


Figura 4.7: Transformación lineal de las curvas de peso del hospedador y del parásito. Se utilizó la metodología propuesta por Ricklefs (1967) con aproximación a funciones logísticas con asíntotas de 52.7 y 42.8 g respectivamente. La tasa promedio de crecimiento del parásito fue significativamente mayor que la del hospedador (test de t para comparación de pendientes de regresión, $P<0.001$)

No se observó diferencias en la mortalidad de pichones de pecho amarillo entre nidos no parasitados donde eclosionaron 2 ó más pichones, y nidos parasitados en los que eclosionaron al menos un pichón del hospedador y un pichón parásito (8/19 vs.18/37, Chi-cuadrado de homogeneidad, $P=0.85$).

A diferencia de lo observado para los pichones del hospedador, la mortalidad en perjuicio de los pichones del parásito fue mucho menor. Del total 28 nidos donde eclosionó un único huevo de tordo renegrido y algún huevo de pecho amarillo, sólo en uno de esos nidos hubo reducción de nidada en perjuicio del pichón parásito. Este nido fue atípico, ya que el pichón de tordo nació 2 días más tarde que el primer pichón del hospedador. En total nacieron 5 pichones del hospedador y sólo 2 abandonaron el nido. Si bien el nido fue localizado con la puesta completa, la eclosión tardía del pichón de tordo indicaría que el huevo parásito fue puesto ya avanzada la incubación.

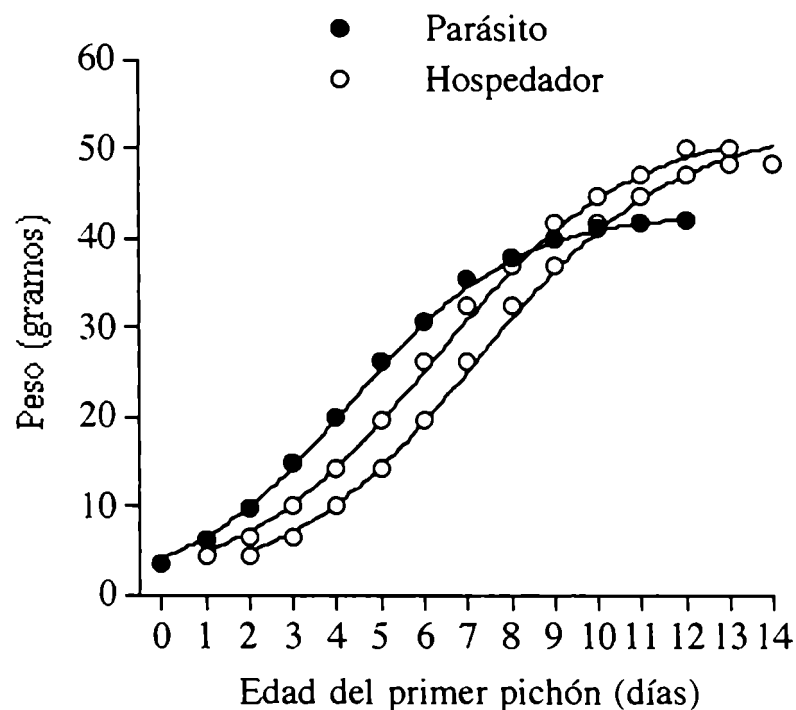


Figura 4.8: Curvas de crecimiento de los pichones del parásito y del hospedador para el caso en que estos últimos eclosionen 1 (de izquierda a derecha, primera curva del hospedador) ó 2 días (segunda curva del hospedador) después que el pichón parásito (78% de los casos). En esta situación, el pichón parásito posee mayor tamaño corporal que el pichón del hospedador durante casi todo el periodo en el nido. Sólo es superado en tamaño por el pichón del hospedador cuando ya alcanzó su peso asintótico.

La mortalidad de los pichones de tordo renegrido fue mayor cuando eclosionaron más de un pichón parásito. El porcentaje sigue siendo bajo, ya que sólo se verificó en 3/19 nidos. Dos de esos nidos produjeron exclusivamente pichones volantes del parásito habiendo eclosionado 4 pichones de tordo renegrido, por lo que la causa de la mortalidad fue claramente la competencia entre parásitos y no con los pichones del hospedador. En el nido restante, nacieron 3 tordos y 2 pecho amarillos, pero sólo abandonaron el nido un pichón parásito y uno del hospedador.

No se detectó efecto del parasitismo múltiple sobre el éxito del tordo renegrido en nidos del pecho amarillo, aún con niveles altos de parasitismo. Tanto el efecto de la mayor ruptura de huevos parásitos como el efecto de la competencia de los pichones parásitos entre sí, no llegan a afectar la proporción de los huevos de tordo renegrido que producen pichones volantes (Figura 4.10). El efecto del aumento de la proporción de huevos parásitos picados con niveles de parasitismo crecientes (ver sección 4.3.5), es probablemente marginal ya que no se manifiesta como un descenso del éxito reproductivo. El éxito reproductivo del parásito medido como pichones volantes producidos en función del número máximo de huevos parásitos, no varió significativamente. La productividad de los nidos con parasitismo simple no difirió de la de los nidos que recibieron 2 y entre 3-5 huevos parásitos (volantón/huevos parásitos: 0.67 ± 0.09 $n=24$ con un huevo; 0.50 ± 0.12 $n=10$ con 2 huevos; 0.60 ± 0.08 $n=17$ con 3-5 huevos respectivamente, Kruskal-Wallis $P=0.32$). Este efecto no fue el resultado de un sesgo producto de que muchos nidos parasitados exitosos fueran localizados ya iniciada la incubación luego de que algunos eventos de parasitismo y pérdida de huevos parásitos pudieran ser detectados. Si se restringe el análisis a la submuestra de nidos seguidos desde la construcción o puesta, la tendencia se mantiene. Con parasitismo simple, el cociente volantón/huevo parásito es de 0.6 ± 0.13 y con parasitismo múltiple 0.49 ± 0.12 ($n=15$ y $n=11$ respectivamente, Test de Mann-Whitney $P=0.5$).

Aunque el efecto de la competencia de pichones parásitos entre sí es de mayor peso que la competencia con pichones del hospedador, en promedio no llegó a afectar la supervivencia de los pichones parásitos. El éxito de los pichones parásitos medido como proporción de pichones nacidos que abandonan el nido no varió con la presencia de 1, 2 y hasta 4 pichones parásitos (volantes/pichones nacidos: 0.96 ± 0.04 , 0.87 ± 0.01 y 0.84 ± 0.08 respectivamente; Test de Kruskal-Wallis $P=0.12$ Figura 4.11).

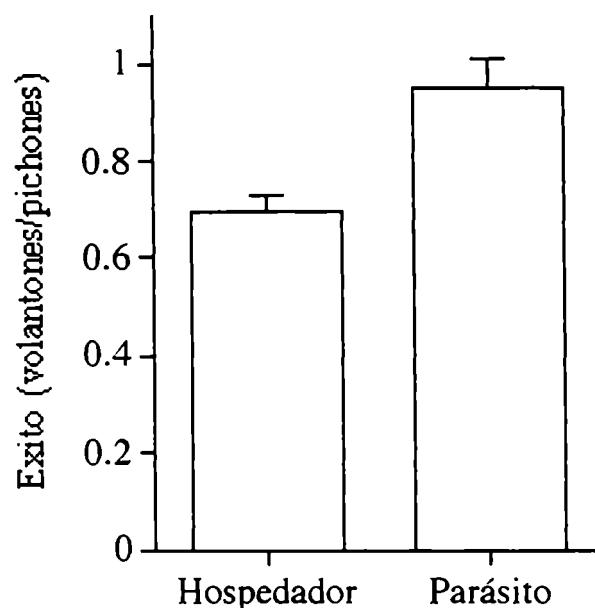


Figura 4.9: Éxito en el nido medido como proporción de los pichones eclosionados que llegaron a volantones para hospedador y parásito en nidos no predados donde eclosionaron ambas especies ($n=36$). Se grafican las medias \pm ES. En 15 nidos sólo murieron pichones del hospedador, en 2 nidos murieron pichones de ambas especies y en 19 nidos todos los pichones eclosionados sobrevivieron. El éxito del parásito fue significativamente mayor que el del hospedador (test pareado de los signos, $P=0.0023$).

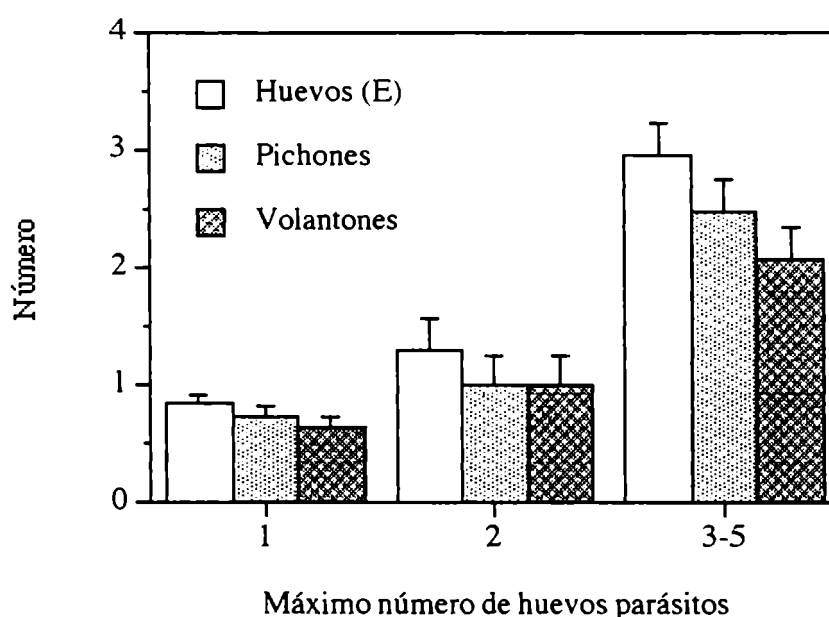


Figura 4.10. Número de huevos que permanecieron durante toda la incubación (Huevos (E)), pichones nacidos y volantones de tordo renegrido producidos en función de niveles crecientes de parasitismo en nidos exitosos localizados antes de la eclosión de los pichones. Se grafican las medias (barras) con sus respectivos ES. Los nidos agrupados en la categoría 3-5 huevos parásitos recibieron 3.41 ± 0.19 huevos. El tamaño de muestra fue de 26 nidos con parasitismo simple, 10 parasitados con 2 huevos y 17 parasitados con 3-5 huevos.

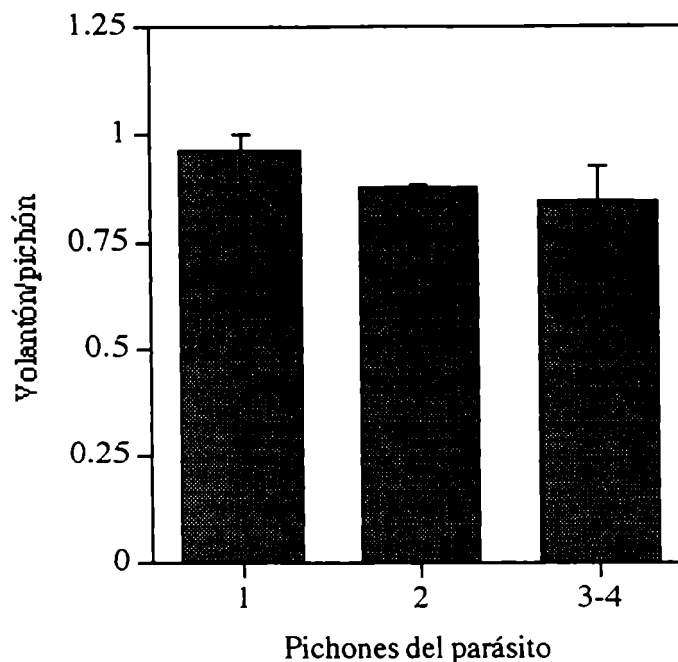


Figura 4.11: Efecto de la presencia de otros pichones parásitos en el nido en la proporción de los que llegan a volantones. El éxito de los pichones parásitos se mide como proporción del total de nacidos que abandonan el nido en nidadas donde habían nacido 1 (n=24), 2 (n=8) y 3-4 (n=9) pichones parásitos. Las barras indican las medias y las líneas sobre las barras los respectivos errores estándar. Todas las nidadas son igualmente exitosas (Kruskal-Wallis, $P=0.12$).

4.4 Discusión

La frecuencia de huevos blancos del 6 %, es semejante al 4.9 % encontrado por Fraga en nidos de Calandria (*Mimus saturninus*) en áreas donde esta especie rechaza huevos parásitos del morfo blanco Fraga 1985, Mason 1986a). Los experimentos de parasitismo artificial mostraron que el hospedador rechaza los huevos parásitos blancos a menos de 24 hs. de la introducción (6.3.1 a), por lo que la baja frecuencia de huevos parásitos del morfo blanco podría ser el resultado de dos efectos. Por un lado, las hembras de tordo renegrido que ponen huevos blancos no discriminarían en cuanto a si parasitan hospedadores que rechazan o no dicho morfo y por lo tanto, el propio comportamiento de rechazo del hospedador sería responsable de esa baja frecuencia. Por otro lado, la selección natural podría de haber actuado sobre las hembras que ponen huevos blancos y éstas adaptativamente evitarían parasitar a los hospedadores que discriminan (Friedmann *et al* 1977). En ese último caso, la frecuencia de parasitismo con huevos blancos observada en nidos de hospedadores que discriminan sería semejante en nidos parasitados cuando activo o inactivos y sería menor que la registrada en nidos de especies que no rechazan huevos del

parásito. Sólo el 3.5 % (15/418) de los huevos parásitos puestos en nidos activos fueron del morfo blanco frente al 24 % (7/29) de los puestos en nidos abandonados (Test Exacto de Fisher $P=0.002$). La frecuencia del 24 % de huevos blancos en nidos abandonados es semejante al 20.4 % registrado en noviembre-diciembre de 1994 en la misma área en nidos del varillero de ala amarilla *Agelaius thilius*, una especie que acepta huevos parásitos de ambos morfos de coloración (Massoni & Reboreda 1995). Estos resultados apoyan la hipótesis de que el comportamiento de rechazo diferencial hacia los huevos parásitos blancos sería el único responsable de la baja frecuencia observada de parasitismo con dicho morfo.

4.4.1. Oferta de nidos de pecho amarillo en puesta y eventos de parasitismo.

Aparentemente, el patrón obtenido indicaría que las hembras de tordo renegrido, si bien responden a la oferta de nidos en puesta cuando la densidad es baja, no logran un seguimiento exacto cuando la densidad es muy alta, por lo que el número de eventos de parasitismo llega a una asíntota. No puede saberse cuántas hembras parásitas fueron las responsables de los eventos de parasitismo observados ni si su número se mantuvo constante. En el tordo cabeza marrón *M. ater*, se encontró frecuentemente una relación negativa entre oferta de nidos en puesta y eventos de parasitismo. Esta relación puede ser el resultado de dos fenómenos. Por un lado, en muchos casos el pico de la temporada reproductiva del hospedador está adelantado con respecto a la del tordo, por lo que la mayor parte de los eventos de parasitismo ocurren cuando la oferta de nidos en puesta está disminuyendo (Finch 1983, Zimmerman 1983, Marvin & Cruz 1989). Por otra parte, puede existir un efecto de dilución o mayor eficiencia en la defensa del nido cuando hay una mayor cantidad de individuos nidificando simultáneamente (Clark & Robertson 1979, Freeman *et al* 1990). Existen además, trabajos que no registran ninguna relación (Arcese *et al* 1992) y que registran una relación positiva (Petit 1991) o en los que al menos, el pico de eventos de parasitismo coincide con el pico de oferta de nidos del hospedador (Ortega & Cruz 1991).

4.4.2 Distribución de los huevos de tordo renegrido en nidos de pecho amarillo.

Dado que, aparentemente las hembras de tordo renegrido que ponen huevos blancos no evitan parasitar al pecho amarillo, existe un cierto número de eventos de parasitismo con ese morfo de coloración de huevo que muy probablemente no han sido detectados debido al rápido comportamiento de rechazo por parte del hospedador. Si la frecuencia de parasitismo con huevos blancos en nidos de pecho amarillo activos es la misma que la observada en nidos inactivos, aproximadamente

un 20 % de eventos de parasitismo con el morfo blanco no pudieron ser detectados. Este hecho podría explicar que aún cuando las hembras parasitaran al azar, el número de nidos no parasitados observados sea mayor que el que predice la distribución de Poisson. Sin embargo, en ningún caso la no detección de un cierto número de eventos de parasitismo produciría el patrón observado de mayor frecuencia de nidos altamente parasitados. Este resultado indicaría que existen algunos nidos que ya sea por ser más fácilmente detectables o menos defendidos, acumulan un mayor número de eventos de parasitismo de los que se predice por azar (Figura 4.2). Este patrón se repitió en el área cuando el tordo renegrado parasitó al varillero común *Agelaius ruficapillus* donde también hubo un mayor número de nidos altamente parasitados (Lyon inédito). Este fenómeno podría también resultar de que una misma hembra parasitara repetidas veces el mismo nido o a que en algunos casos, la hembras de tordo renegrado buscan nidos en grupos (Wiley 1988). En ese sentido, en el área de estudio se observó que las hembras buscaban nidos solas, seguidas por el macho o incluso a varias parejas buscando nidos simultáneamente. El tordo cabeza marrón *M. ater*, parasitaría completamente al azar en *Agelaius phoenicius* (Orians *et al* 1989); mientras que evitaría los nidos previamente parasitados de *Melospiza melodia* (Smith & Arcese 1994). Sin embargo, el último estudio fue realizado en una isla de 6 ha. en la que habitualmente no hubo más de 2 hembras parásitas durante la misma temporada reproductiva. En este estudio, el parasitismo promedio fue del 23 % y el parasitismo múltiple fue sólo del 5 %; por lo que no puede descartarse que el patrón de parasitismo obtenido sea el resultado de la baja densidad de hembras parásitas.

4.4.3 Parasitismo según el estadio del nido.

Los resultados obtenidos en este estudio muestran que en el 80 % de los casos, la hembra del parásito sincroniza su puesta con la del hospedador. La baja frecuencia observada de parasitismo en nidos durante la construcción también estaría indicando una selectividad por parte de la hembra de tordo renegrado. Esta baja frecuencia no es debida un esfuerzo de muestreo incompleto. Nidos posteriormente parasitados fueron observados 3 (n=15), 4 (n=6) y hasta 5 (n=4) días antes del inicio de la puesta del hospedador, sin que se haya detectado ningún evento de parasitismo en ese período. El hecho de que existan muy pocos eventos de parasitismo en nidos inactivos (4.3.3) o incluso, en nidos activos durante la construcción (4.4), indicaría que existe algún tipo de monitoreo de los nidos antes de parasitar, o que al menos, la detección de un nido con huevos sería un estímulo más importante para inducir el parasitismo que la presencia del nido sólo. El parasitismo durante la puesta, coincide

con el período de mayor desatención al nido por parte de los pecho amarillo (ver 6.3.3), por lo que la sincronización no necesariamente se debe a un conocimiento exacto del estadio de nidificación en que se halla ese nido, sino que podría ser el resultado de parasitar todo nido que muestre indicios de actividad y tenga huevos. En ese caso, el hecho de que hubiera pocos eventos de parasitismo durante la incubación sería el resultado de que en ese momento, la atención del nido por parte de los pecho amarillo aumenta lo que dificulta el acceso de la hembra parásita al nido. Sin embargo, la proporción de los eventos de parasitismo que ocurren durante toda la incubación (Figura 4.3), es aparentemente menor de lo que predeciría la relación entre los distintos niveles de atención al nido durante la puesta e incubación (Figura 6.7). Los resultados obtenidos contrastan con lo observado por otros autores que describen al tordo renegrido como un parásito de cría que "malgasta sus huevos" por la alta frecuencia de eventos de parasitismo en nidos abandonados o por la mala sincronización con el hospedador (Hudson 1874, 1920, Friedmann 1929, Hoy & Otow 1964). En el tordo cabeza marrón *M. ater*, los eventos de parasitismo mal sincronizados con la puesta del hospedador varían según la especie estudiada. Sealy (1992) registra un 40 % de eventos de parasitismo tempranos (antes de que la hembra de *Dendroica petechia* inicie su propia puesta) y aproximadamente 2/3 de esos huevos son rechazados. Un estudio en *Vireo solitarius* registra alrededor de un 5% de eventos de parasitismo en nidos donde ya habían eclosionado los pichones (Marvin & Cruz 1989). Los eventos de parasitismo registrados en nidos inactivos en tanto, oscilan entre el 3 % en nidos de *Pipilo alberti* (Finch 1983) y el 21.5% en nidos de *Agelaius phoenicius* (Freeman *et al* 1990). El tordo pico corto *M. rufocollaris*, especie que parasita casi exclusivamente al tordo músico *M. badius* tampoco sincroniza su puesta con la del hospedador. En el tordo músico, la construcción del nido no es un buen predictor del inicio de la puesta (Fraga 1986). Este comportamiento ha sido considerado como una estrategia de defensa frente al parasitismo (Mason 1980). En el tordo pico corto entre el 14.3 % (Fraga 1986) y el 87 % (Mason 1980) de los eventos de parasitismo ocurren antes de que el tordo músico inicie su puesta y estos huevos son los únicos rechazados. Fraga (1986) reporta un 9 % de eventos de parasitismo luego de la eclosión de los pichones. En el mismo estudio, Fraga (1986) encuentra que el tordo renegrido parasitó prematuramente en el 18.2 % (2/11) de los casos y nunca en el estadio de pichones.

4.4.4. Número mínimo de hembras que parasitan un nido.

Mediante el seguimiento diario de los nidos, se estimó que un 60 % de los nidos con parasitismo múltiple habían sido parasitados por al menos dos hembras. Este resultado indica que no existe una exclusión eficiente de las hembras parásitas hacia otras hembras. Esta estimación es conservativa, ya que no se intentó asignar a los huevos del morfo manchado a distintas hembras en base a las diferencias en la coloración y el patrón de manchas. Esta última técnica ha sido utilizada en otros estudios (Friedmann 1929, Soler 1990, Lyon inédito), pero es altamente subjetiva. El único trabajo que ha comparado el patrón de coloración de los huevos de una misma hembra realizado en el tordo cabeza marrón, no demuestra que sea posible asignar los huevos sin error si no se conoce previamente a cuántas hembras distintas corresponden esos huevos (Dufty 1983). Si bien las hembras del tordo cabeza marrón son aparentemente territoriales (Friedmann 1929, Dufty 1982 b, Darley 1983, Smith & Arcese 1994), un estudio en base a electroforesis de proteínas de sus huevos muestra que en casos de parasitismo múltiple, los huevos pueden pertenecer a hembras distintas (Fleisher 1985).

4.4.5 Comportamiento de picadura y/o remoción de huevos.

Si las hembras que parasitan un nido son las mismas que pican huevos en ese nido, para asegurarse de no picar sus propios huevos, el comportamiento de picadura debería preceder o ser simultáneo con el de parasitar. Sólo un 64.5 % de los eventos, las picaduras preceden al parasitismo. En el otro 35.5 % de los casos, la hembra se arriesgaría a picar su propio huevo. En el tordo cabeza marrón *M. aer*, entre el 12.5 % y el 33.3 % de las picaduras suceden antes del evento de parasitismo y aproximadamente un 33.3 % ocurren después (Sealy 1992).

Frente a la opción de picar huevos del hospedador o huevos parásitos, las hembras de tordo renegrado destruyen más huevos del hospedador (4.3.5). Este comportamiento sólo sería adaptativo cuando todos los huevos parásitos del nido pertenecieran a la misma hembra. El hecho de que pique más huevos del hospedador que del parásito, podría deberse a que existe un reconocimiento de sus huevos. Ese reconocimiento podría de haber sido el resultado de la selección para minimizar la picadura de huevos propios cuando los eventos de picadura fueran posteriores a los de parasitismo. Sin embargo, los huevos de tordo renegrado del morfo manchado y los de pecho amarillo son semejantes entre sí (Figuras 2.3, 2.6) y ni siquiera el propio hospedador es capaz de discriminar entre ambos (Figura 6.3). No sería esperable por lo tanto, que el parásito que prácticamente no está en contacto con sus

huevos y ni siquiera tiene oportunidad de verlos todos juntos, desarrollara un nivel de discriminación más fino que sus hospedadores (Brooker & Brooker 1990). La aparente selección podría ser pasiva y ser simplemente el reflejo de las distintas resistencias de los huevos de cada especie. Los huevos del tordo renegrido son de cáscara más gruesa (Schönwetter 1984) y más redondos que los huevos de pecho amarillo (largo/ancho: 1.25 ± 0.005 n=121 vs. 1.36 ± 0.004 n=302 respectivamente, prueba de t, $P < 0.001$) lo que podría conferirles mayor resistencia a la ruptura (Picman 1989). Si las diferencias entre las tasas de picadura de huevos de tordo renegrido y pecho amarillo surgieran del reconocimiento de los propios huevos, sería de esperar que la estrategia de picadura se modificara en los nidos con evidencias de parasitismo por parte de más de una hembra. Cuando más de una hembra está parasitando un nido, sería adaptativo picar otros huevos parásitos ya que otros pichones de tordo renegrido pueden en ciertas circunstancias, ser competidores más fuertes que los pichones de pecho amarillo (4.3.6). La tendencia a picar más huevos del hospedador se mantiene cuando se analiza el comportamiento de picadura o remoción de huevos en nidos claramente parasitados por más de una hembra (ej: con huevos de varios morfos o que recibieron más de un huevo parásito por día). En esos nidos se removieron o picaron 20/44 huevos de pecho amarillo y 4/45 huevos del tordo renegrido (Test exacto de Fisher $P < 0.001$).

La picadura de huevos parásitos en nidos con parasitismo simple sólo se explicaría como un comportamiento adaptativo cuando involucrara a una hembra distinta de la que parasitó. Dado que se estima que un 20 % de los eventos de parasitismo con el morfo blanco no fueron detectados, algunas picaduras podrían estar asociadas a dichos eventos. Por otra parte, Hudson (1874) afirma que en el tordo renegrido la picadura de huevos podría involucrar también a los machos y otros autores registran que se continuaría luego de finalizada la estación reproductiva (Friedmann 1963, Hoy & Otow 1964). De ser así, los eventos de parasitismo y picadura no estarían siempre asociados pudiendo existir picadura de huevos sin parasitismo posterior. En el estudio del efecto del parasitismo del tordo renegrido sobre el varillero de ala amarilla (*Agelaius thilius*) realizado en la misma área, un 30.2 % de los nidos presentaron picadura de huevos sin haber sido parasitados (Massoni & Reboreda 1995). Dado que esta especie acepta todos los huevos parásitos independientemente de su coloración (Massoni & Reboreda 1995), puede asegurarse que esas picaduras nunca estuvieron asociadas con eventos de parasitismo.

Una vez lograda una buena sincronización de la puesta con la hembra de pecho amarillo, la ruptura de huevos no sería necesaria para reducir la competencia con los pichones del hospedador. Se ha propuesto que la estrategia de remoción de huevos por parte del parásito podría mejorar la eficiencia de la incubación de sus huevos (Rothstein 1990 , Lerkelund *et al* 1993). Sin embargo, los huevos de tordo renegrido en nidos de pecho amarillo que alcanzaron puestas finales combinadas (hospedador y parásito) de hasta 5 huevos al momento de la eclosión, es decir donde hubo remoción, no presentaron diferencias en la eficiencia de eclosión con aquellos puestos en nidos con puestas finales de 6-10 huevos (Pichones/huevos finales, Test de Mann-Whitney $0.79 \pm .06$ $n=42$ y $0.82 \pm .05$ $n=29$ respectivamente, $P=0.41$). Aparentemente, en nidos de pecho amarillo, el que paga los costos de las puestas finales numerosas es el propio hospedador. Aún cuando la puesta combinada de huevos de hospedador y parásito era de 7-10 huevos, el menor período de incubación de los huevos de tordo determinó que éstos fueran incubados más eficientemente que los huevos del hospedador (comparación de los cocientes pichones/huevos de cada especie, test pareado de Wilcoxon $n=11$, $P=0.038$). Sealy (1992) registra dos instancias de remoción de huevos del tordo cabeza marrón *M. ater* en nidos de *Dendroica petechia* con parasitismo simple. En ese estudio, sólo el 10 % de los nidos estaba afectado por parasitismo múltiple: por lo que muy probablemente la remoción involucró a la misma hembra que parasitó. La remoción del propio huevo también ha sido registrada en baja frecuencia en el carpintero *Melanerpes formicivorus*, una especie que no es parásita de cría pero que nidifica comunalmente. Varias hembras ponen huevos en el mismo nido, por lo que se genera competencia entre ellas para que sus huevos sean incubados. En esta especie, las hembras remueven los huevos que hubiera en el nido hasta que comienzan a poner los propios, por lo que en general remueven huevos de otras hembras. Sin embargo, en un 9 % de los casos sacaron sus propios huevos (Koenig *et al* 1995).

4.4.6 Calidad de pecho amarillo como hospedador.

Si se restringe el comportamiento del hospedador hacia los huevos parásitos del morfo manchado, el pecho amarillo rechaza la mayoría de los huevos parásitos puestos antes de que comience su puesta mientras que acepta todos los puestos durante la puesta o incubación (6.3.1 b, Figura 6.2). Dado que el período de incubación del parásito es en promedio 1-2 días más corto que el del hospedador, una hembra estaría parasitando un nido activo con pocas posibilidades de éxito sólo si lo hace antes de que el hospedador comience su puesta o después (más de 2 días) de iniciada la incubación. Sólo el 9.2 % de los eventos de parasitismo en nidos

activos entrarían dentro de esa categoría (Figura 4.3). Sumando el 8 % de eventos de parasitismo en nidos inactivos, se estima que sólo el 16.4 % de los huevos parásitos tuvieron poca probabilidad de éxito en nidos de este hospedador. El 80% de los intervalos de eclosión de 1-2 días entre los pichones del parásito y del hospedador, es una medida indirecta que confirma el hecho de que en la misma proporción, el evento de parasitismo ocurre antes de que el hospedador comience la incubación. La mayor tasa de crecimiento relativo (K) del parásito con respecto a la del hospedador, puede estar actuando como una variable más que lo beneficia en la competencia. Aún en los 2 casos en que hubo nacimiento simultáneo parásito-hospedador, o sea que ese huevo fue puesto 1-2 días después de comenzada la incubación, el pichón parásito fue criado exitosamente. La mayor tasa de crecimiento de los pichones parásitos coincide con la regla general encontrada por Ricklefs (1968) según la cual especies de menor tamaño corporal poseen mayores tasas de crecimiento relativo, por lo que no podría considerarse en principio como una adaptación al parasitismo.

Ciertas características de la historia natural del hospedador como el tamaño de puesta, cuándo comienza la incubación y la duración de ese período, pueden acotar notablemente la probabilidad de que el parásito sea criado con éxito. El turpial de agua *Agelaius icterocephalus* que habita el norte de Sudamérica, posee un peso comparable al del tordo renegrado y pone 3 huevos comenzando la incubación con el primero. Hospedador y parásito poseen el mismo período de incubación, por lo que para que el parásito sea criado con éxito, la hembra debe parasitar simultáneamente con el primer o segundo huevo del hospedador (Wiley & Wiley 1980). Los autores encuentran un muy bajo éxito del tordo renegrado en esta especie y lo atribuyen a la poca sincronización de la puesta y a la competencia entre pichones parásito-hospedador.

Cuando el hospedador es de mucho menor tamaño que el tordo renegrado como sucede con el chingolo *Zonotrichia capensis*, el limitante para el parásito comienza a ser la cantidad de alimento que los padres pueden proveer al nido. Si bien en zonas de clima tropical y subtropical puede criar exitosamente 2 pichones parásitos por nido (Sick 1958, King 1973), en áreas de clima templado no cría más de uno (Fraga 1978). Se generan entonces, situaciones de fuerte competencia entre pichones parásitos en casos de parasitismo múltiple. La sincronización de la puesta y el hecho de poseer un período de incubación más corto que el del hospedador no asegura que el pichón parásito sea criado con éxito. Fraga (1985) encuentra que en nidos de calandria, *Mimus saturninus*, un hospedador de peso similar al del pecho amarillo,

los pichones de tordo renegrado nacen en promedio un día antes que los pichones del hospedador. Sin embargo, la situación en el nido para los parásitos es completamente distinta. En nidadas mixtas la probabilidad de llegar a volantones de los pichones de tordo es menor que cuando fueron criados sin la presencia de pichones de calandria. Del total de 13 pichones que murieron por competencia en el nido, sólo 1 era del hospedador.

La alta calidad del pecho amarillo como hospedador podría deberse en gran parte, a características propias de su especie. El tamaño de puesta de 4-5 huevos, su período de incubación 2 días mayor que el del tordo y una tasa de crecimiento (K) menor, lo transforman en un hospedador muy apropiado. Ante esta situación, la hembra de tordo sólo necesitaría parasitar en la "ventana" de 6-7 días (puesta + 2 días de comenzada la incubación) para que su huevo tenga una alta probabilidad de éxito. Incluso, dos trabajos que dan información sobre el desarrollo en peso de la subespecie *M. b. bonariensis* (King 1973, Fraga 1978, 1985), reportan asíntotas de 32 g y comentan que no observan aumento en peso para el parásito después del día 8. En nidos del pecho amarillo, los parásitos continúan creciendo hasta el día 10-11 y llegan a un peso en promedio 10 g mayor. Sólo en el varillero de ala amarilla *Agelaius thilius* aunque con un número pequeño de individuos, se obtuvieron asíntotas semejantes (Massoni & Reboreda 1995)

En nidos del pecho amarillo, el comportamiento más importante que aseguraría el éxito del tordo renegrado, es la sincronización de la puesta de la hembra parásita con la hembra hospedadora y el menor período de incubación de sus huevos. Otras adaptaciones postuladas para este parásito como la mayor dureza de la cáscara de sus huevos y adaptaciones comportamentales de sus pichones, aparentan tener una importancia secundaria. En el capítulo siguiente se analiza cómo afectan las distintas estrategias del tordo renegrado, el éxito reproductivo de este hospedador.

Capítulo 5

Efecto del parasitismo de cría del tordo renegrado sobre el éxito reproductivo del pecho amarillo.

5.1 Introducción

Los trabajos que analizan el impacto del parasitismo de cría en distintas especies de aves registran en todos los casos, una disminución en el éxito reproductivo del hospedador (revisiones de Payne 1977a, Rothstein 1990). El parasitismo de cría puede afectar el éxito reproductivo del hospedador de varias formas. La hembra parásita usualmente remueve o pica uno o más huevos del hospedador en el nido que parasita (Brooker *et al* 1988, Davies & Brooke 1988, Brooker & Brooker 1990, Sealy 1992). La presencia del huevo parásito puede reducir el éxito de eclosión de los huevos que no fueron removidos (Friedmann 1963, Blankespoor *et al* 1982, Soler 1990, Petit 1991). Finalmente, los pichones parásitos en sí pueden afectar severamente el éxito reproductivo del hospedador. El pichón de la especie parásita al nacer puede expulsar a los huevos y pichones (i.e.: *Cuculus*, *Cacomatis* y *Chrysococcys*) o matar a los pichones del hospedador (i.e todos los Indicatoridae, el crespín *Tapera naevia*). En este caso, el éxito reproductivo de un hospedador parasitado es nulo excepto que el huevo parásito no eclosione. Aún cuando el pichón parásito conviva con los pichones y huevos del hospedador (i.e: *Clamator*, *Anamospiza*, *Vidua*, *Molothrus*), el nacimiento del pichón parásito puede afectar tanto la probabilidad de eclosión de los pichones del hospedador (Walkinshaw 1961), como la supervivencia de esos pichones debido a la competencia con el pichón parásito por el cuidado parental (Post & Wiley 1977a, Marvin & Cruz 1989, Soler 1990).

En el caso específico de los tordos parásitos del género *Molothrus*, todos los estudios registran un menor número de huevos del hospedador en nidadas parasitadas que en las sin parasitar (Friedmann 1929, Post & Wiley 1977 a, Scott 1977, Fraga 1978, Zimmerman 1983, Fraga 1985, Wiley 1985, Carter 1986, Fraga 1986, Marvin & Cruz 1989, Sealy 1992). En la mayoría de los casos, la reducción en el tamaño de la puesta se debería a la picadura y/o remoción de algún huevo del hospedador por parte de la hembra parásita (Friedmann 1929, Finch 1983, Fraga 1986, Sealy 1992). Esto implica una reducción en el tamaño de puesta efectivo del hospedador desde el momento mismo en que éste es parasitado. También se han registrado abolladuras de los huevos del hospedador debido probablemente a choques con los huevos del parásito. Los huevos de los tordos parásitos tienen cáscara más gruesa que los de otros Ictéridos no parásitos de tamaño similar (Spaw & Rohwer 1987, Rahn *et al* 1988) y que los de sus hospedadores habituales (Brooker & Brooker 1991). La ruptura de huevos puede producirse directamente durante la puesta de la hembra parásita (Hosfuld 1957), pero es más frecuente que ocurra a lo largo del período de incubación del hospedador como consecuencia de los golpes que se producen durante la rotación de los huevos dentro del nido (Blankespoor *et al* 1982, Weatherhead 1991).

Otra causa de reducción del éxito reproductivo del hospedador es la disminución del éxito de eclosión de sus pichones debido a una menor eficiencia de incubación. El hospedador puede ser incapaz de incubar puestas más numerosas (Petit 1991) o bien los pichones parásitos nacen mucho antes que los del hospedador y éste paulatinamente reemplaza el comportamiento de incubar por el de proveer alimento (Wilkinshaw 1961).

Finalmente, el pichón parásito puede perjudicar a los pichones del hospedador al modificar las relaciones de competencia por alimento dentro del nido. El nacimiento del pichón de tordo parásito puede afectar seriamente la supervivencia de los pichones del hospedador (King 1973, Fraga 1978, Marvin & Cruz 1989). Este último efecto depende en gran parte de las diferencias de tamaño entre los pichones de las dos especies y de sus tasas de crecimiento en el nido.

En este capítulo se analiza el efecto del parasitismo de cría del tordo renegrido sobre el éxito reproductivo del pecho amarillo. Posteriormente, se identifica en qué etapa del evento de parasitismo (comportamiento de la hembra parásita, presencia del huevo parásito en el nido o nacimiento del pichón parásito) se produce una disminución del éxito reproductivo en nidos del hospedador.

5.2 Materiales y métodos.

5.2.1 Efecto del parasitismo a nivel poblacional

El método usual de estimar el efecto del parasitismo sobre el hospedador consiste en comparar algún índice de la productividad de la especie, en general el cociente entre el número de pichones volantones producidos y el total de huevos puestos, en nidos no parasitados y parasitados. El impacto a nivel poblacional se estima como la diferencia entre esos cocientes multiplicado por la proporción de nidos parasitados (Payne 1977 a). Si el tamaño de puesta del hospedador es mayor que 1, sería más correcto multiplicar el índice anterior por el tamaño de puesta promedio; o en forma más simple, comparar las productividades medidas en volantón/nido multiplicadas por la proporción de nidos parasitados. Estos índices sólo pueden usarse a nivel comparativo. La única forma de hacer un análisis estadístico es comparando las productividades medidas como pichones volantones producidos sobre el total de huevos puestos. En este estudio, como consecuencia de la altísima frecuencia de desaparición de huevos del hospedador (ver sección 5.2.3), fue necesario realizar una corrección sobre el total de huevos puestos en nidos localizados luego de iniciada la puesta. Se consideró que tanto en los nidos parasitados como en los no parasitados que alcanzaron la incubación, el tamaño de puesta fue de 4.5 huevos. Este valor corresponde al tamaño promedio de puesta del hospedador en nidos no parasitados seguidos desde la construcción. La corrección anterior no se aplicó a nidos que fueron predados antes de completar la puesta.

Para controlar por algún posible efecto temporal durante la temporada reproductiva se clasificó a los nidos según su fecha de inicio en tres categorías (nidos iniciados en octubre, noviembre y diciembre) y se calculó el impacto a nivel poblacional y la productividad para cada período por separado. Las diferencias entre las productividades medidas como volantón/huevo se analizaron mediante el Test exacto de Fisher (Daniel 1978). Todos los cálculos se hicieron excluyendo los nidos localizados luego de la eclosión de los pichones.

5.2.2 Probabilidad de abandono y/o predación de los nidos.

Uno de los costos que podría estar asociado a los altos niveles de parasitismo encontrados en este estudio, es la disminución de la probabilidad de éxito de los nidos, considerando como exitoso a todo nido que no es abandonado ni predado. En nidos con repetidos eventos de parasitismo (parasitismo múltiple) en los que se

produjo una gran pérdida de huevos por efecto del parásito, la puesta resultante puede reducirse a un tamaño final muy pequeño. La remoción experimental de huevos hace que muchos Passeriformes abandonen sus nidos cuando la puesta final se reduce a unos pocos huevos (Davies & Brooke 1988, Sealy 1992). El mismo comportamiento podría observarse en el pecho amarillo y en ese caso, altos niveles de parasitismo aumentarían la probabilidad de abandono de los nidos. En el otro extremo, en aquellos casos en los que hubo poca pérdida de huevos, la sucesión de muchos eventos de parasitismo determinaría puestas finales muy numerosas que podrían ser abandonadas por imposibilidad de la hembra del hospedador de incubarlas.

En el caso en que no exista efecto del nivel de parasitismo sobre la probabilidad de éxito del nido, la distribución de frecuencias de huevos parásitos en nidos exitosos no debería diferir de la observada en los nidos no exitosos. Asimismo, si no existe efecto del parasitismo sobre la probabilidad de abandono durante la incubación, la distribución de huevos parásitos en nidos abandonados no debería diferir de la de los nidos donde se completó la misma. Las distribuciones de frecuencias de huevos parásitos en nidos exitosos y no exitosos así como las en nidos abandonados y no abandonados, se analizaron mediante el test de Chi-cuadrado de independencia.

El nacimiento de los pichones parásitos, podría aumentar la detectabilidad de un nido frente a potenciales predadores. Algunos trabajos indican que los pichones del tordo renegrido y del tordo cabeza marrón poseen un comportamiento de pedido más intenso (Gochfeld 1979, Briskie *et al* 1994) que los pichones del hospedador, por lo que el nido sería más fácilmente detectado por parte de predadores de nidos que utilizan claves sonoras para ubicarlos. Asimismo, si la frecuencia de entregas de alimento por parte de los padres adoptivos es mayor como consecuencia de la presencia del pichón parásito, el nido sería más fácilmente ubicado por aquellos predadores que usan las entregas de alimento como clave para ubicar el nido. Para estudiar el efecto de la presencia del pichón parásito sobre la predación de los nidos es necesario corregir por la detectabilidad del nido. Los nidos que fueron parasitados pueden haber sido los más expuestos y, por lo tanto, más fácilmente detectables tanto para las hembras parásitas como para los predadores. Para controlar por dicho efecto, se trabajó únicamente con los nidos parasitados donde nacieron pichones. En esos nidos se comparó la predación durante el estadio de pichones en función de si habían nacido o no pichones parásitos. La comparación se realizó mediante un test exacto de Fisher.

5. 2.3 Pérdida de huevos.

Tanto en nidos parasitados como no parasitados, pueden existir pérdidas de huevos durante la puesta e incubación. Cuando las pérdidas ocurren en nidos parasitados y son precedidas por picaduras, puede asumirse que éstas se deben a la acción de la hembra del parásito y son por lo tanto, efecto del parasitismo. En muchos casos sin embargo, algún huevo desaparece del nido entre dos revisiones sucesivas sin que se halla observado otra perturbación. Estas pérdidas podrían ser atribuidas tanto a predación parcial, a huevos picados y removidos por el parásito o, a huevos picados por el parásito que fueron removidos por el hospedador antes de que las rupturas pudieran ser detectadas. Los huevos picados son retirados del nido por el pecho amarillo en general dentro de las 24 hs. pero no puede descartarse la posibilidad de un evento de predación parcial si no se detectó al huevo picado antes de su desaparición. Para medir el efecto del parasitismo sobre la pérdida de huevos se trabajó con datos de nidos que fueron observados por un período de al menos 5 días y que podían ser asignados a un determinado día del estadio del ciclo de nidificación del hospedador. La pérdida de huevos atribuible a caídas accidentales o a predación parcial es función del tiempo de exposición del nido (Scott 1977, Sealy 1992). Cuanto mayor es el tiempo de exposición mayor es la probabilidad de perder huevos, por lo que fue necesario controlar esta variable. En los nidos localizados durante la construcción o puesta se contabilizó el tamaño de puesta del hospedador, el número de huevos que permanecían en el nido cuando finalizó la puesta, y el número de huevos presentes a intervalos de 5 días hasta que fueran predados o nacieran los pichones. En nidos encontrados durante la incubación y que pudieron ser asignados a un determinado día del ciclo de nidificación, se contabilizó el tamaño de la puesta a intervalos de 5 días hasta que fueran predados o nacieran los pichones.

Para distinguir entre pérdidas de huevos por predación parcial y pérdidas atribuibles al parasitismo se compararon los tamaños de puesta del hospedador en nidadas parasitadas y sin parasitar con igual tiempo de exposición. Si la causa principal de la pérdida de huevos fuera la predación parcial, no se esperaría detectar diferencias en el número de huevos presentes en distintos intervalos de tiempo entre nidadas parasitadas y sin parasitar. Si existe algún efecto del parasitismo, a igual tiempo de exposición nidadas parasitadas deberían perder más huevos que nidadas sin parasitar. Cuando el causante principal de la ruptura de huevos del hospedador es la presencia de uno o más huevos del parásito, el mayor número de pérdidas se observa a partir del inicio de la incubación (Blankespoor *et al* 1982, Røskft *et al* 1990, Weatherhead 1991). Si en cambio, la pérdida de huevos es causada por la

acción directa de la hembra del parásito, el mayor número de pérdida de huevos coincide con el período de mayor frecuencia de eventos de parasitismo (Finch 1983, Sealy 1992).

El número de huevos del hospedador presentes en cada intervalo de tiempo en nidos no parasitados, con parasitismo simple (un huevo parásito por nido) y múltiple (más de un huevo parásito por nido), se compararon mediante un Test de Kruskal-Wallis a dos colas.

5.2.4. Pichones eclosionados y volantes producidos.

Para analizar el efecto del parasitismo en la eclosión de pichones del hospedador, se trabajó con la submuestra de nidos que sobrevivieron al menos 5 días desde la eclosión del primer pichón. De esta forma se asegura que transcurrió el tiempo suficiente como para permitir la eclosión de todos los pichones. En estos nidos se contabilizó el número de huevos presentes inmediatamente antes de la eclosión de los pichones y el número de pichones nacidos.

Para analizar el efecto del parasitismo en la producción de pichones volantes del hospedador, se trabajó con todos los nidos exitosos (no predados ni abandonados), aún si fueron localizados luego de la eclosión de los pichones. En estos nidos se midió el número total de pichones volantes producidos. En los nidos exitosos localizados antes de la eclosión de los pichones, se midió también la supervivencia de todos los pichones nacidos. Todas las comparaciones se realizaron mediante el test de Kruskal-Wallis con comparaciones "a posteriori" (Siegel & Castellan 1988).

Para detectar si existe efecto del parasitismo sobre la mortalidad diferencial de pichones del hospedador por reducción de nidada, se utilizó la información de todos los nidos donde eclosionó al menos un pichón del hospedador y había nacido otro pichón (parásito o del hospedador). Se comparó la frecuencia de la reducción de nidada en perjuicio de los pichones del hospedador en nidos parasitados y no parasitados mediante un test de Chi-cuadrado de homogeneidad (Zar 1996).

Todas las comparaciones se realizaron a dos colas.

5.3 Resultados

5.3.1. Efecto a nivel poblacional.

Utilizando el índice propuesto por Payne (1977a), durante el mes de octubre y noviembre las diferencias en el número de volantones producidos por huevo entre nidos no parasitados y parasitados no son significativas (Tabla 5.1). En diciembre en cambio la productividad se reduce significativamente un 8.5 % . Si se utiliza la modificación de tener en cuenta las diferencias en productividades de volantón por nido, la reducción en el mes de diciembre llega al 22.8 % (Tabla 5.1).

Mes	Nidos (N°)	Parasitismo (%)	Huevos (N°)	Volant. (N°)	V/N	V/H	Efecto % V/N	Efecto % V/H	
OCT	NP 49	52.3	173	6	0.12	0.03	+0.5	+0.5	0.99
	P 70		230	9	0.13	0.04			
NOV	NP 73	66.7	255	36	0.48	0.14	-7.3	-2.2	0.2
	P 137		482	52	0.37	0.11			
DIC	NP 14	81.3	42	7	0.50	0.16	-22.8	-8.5	0.02
	P 61		225	14	0.22	0.06			

Tabla 5.1 : Efecto del parasitismo a nivel poblacional a lo largo de la temporada reproductiva. Se indica el número de nidos no parasitados (NP) y parasitados (P) de cada mes con el correspondiente número de huevos (ver sección 5.1.1) y volantones producidos. V/N se refiere al cociente volantón/nido y V/H al cociente volantón/huevo. En el cálculo del efecto del parasitismo sobre el cociente V/H se utilizó la fórmula propuesta por Payne (1977a): $[(V/H \text{ nidos NP}) - (V/H \text{ nidos P})] * (\% \text{ parasitismo})$. Esta fórmula se modificó para el cálculo del efecto del parasitismo sobre el cociente V/N: $[(V/N \text{ nidos NP}) - (V/N \text{ nidos P})] * (\% \text{ parasitismo})$. La significación tabulada corresponde a la comparación de los cocientes V/H entre nidos parasitados y no parasitados realizada mediante el test exacto de Fisher (Daniel 1978).

5.3.2 Probabilidad de abandono y/o predación de los nidos.

No se detectaron diferencias en la distribución de frecuencias de los huevos parásitos en nidos que completaron la incubación y los que fueron abandonados (Chi-cuadrado de independencia, $P=0.18$, Tabla 5.2a). Por lo tanto, no existiría un efecto del nivel de parasitismo sobre la continuidad de la incubación. Tampoco hubo diferencias en la distribución de frecuencias de los huevos parásitos en los nidos exitosos y los no exitosos (Chi-cuadrado de independencia, $P=0.17$, Tabla 5.2b); por lo que no existiría efecto del nivel de parasitismo en la probabilidad de éxito.

El nacimiento del pichón parásito no afectó la probabilidad de predación del nido. De los nidos parasitados que llegaron a producir pichones, fueron predados 8/21 nidos

nidos que sólo contenían pichones del hospedador frente a 28/77 donde habían nacido pichones de tordo (Test exacto de Fisher, $P>0.99$).

a)

	Nidos	
Huevos	Abandonados	Incubados
0	16	28
1	19	46
2	17	15
3	7	20
4	2	7
5 hasta 8	4	5

b)

	Nidos	
Huevos	Exitosos	No exitosos
0	20	115
1	26	102
2	10	59
3	13	30
4 hasta 8	4	25

Tabla 5.2: Efecto del nivel de parasitismo en (a) el abandono durante la incubación y (b) en la finalización completa del ciclo de nidificación (producción de pichones volantes). La primer columna indica el máximo número de huevos de tordo observados en el nido. Los nidos no parasitados se incluyen en la categoría 0. a) Proporción de nidos que fueron abandonados o donde se completó la incubación. No existe efecto del nivel de parasitismo sobre el abandono en la incubación (Chi-cuadrado de independencia, $P=0.17$). b) Proporción de nidos exitosos y no exitosos. Se considera como exitoso a todo nido que produjo pichones volantes de alguna de las dos especies. Se incluye la información de los 404 nidos localizados antes de la eclosión de los pichones. No se observó efecto del nivel de parasitismo en la probabilidad de éxito (Chi-cuadrado de independencia, $P=0.16$).

5.3.3 Pérdida de huevos.

Si bien no hubo diferencias entre los tamaños de puesta del hospedador en nidadas sin parasitar y parasitadas (Kruskal-Wallis, $P=0.918$), a partir de la finalización de la puesta, los nidos con parasitismo múltiple presentaron menos huevos que nidos no parasitados o los con parasitismo simple (Figura 5.1). Estas diferencias se mantuvieron 5 y 10 días después de finalizada la puesta y hasta el día del nacimiento de los pichones (Figura 5.1). Para determinar en qué intervalo de tiempo se produjo la caída más importante en el número de huevos, para cada nido se realizó el

cociente entre el número de huevos presentes y el número de huevos que existían en el período de observación inmediatamente anterior. Sólo se observaron diferencias significativas al comparar el cociente entre los huevos presentes al finalizar la puesta y el número total de huevos puestos (Kruskal-Wallis $P=0.0047$ y contrastes "a posteriori" $P<0.05$). No fueron significativas en cambio las pérdidas que ocurrieron durante toda la incubación (Kruskal-Wallis, $P=0.12$).

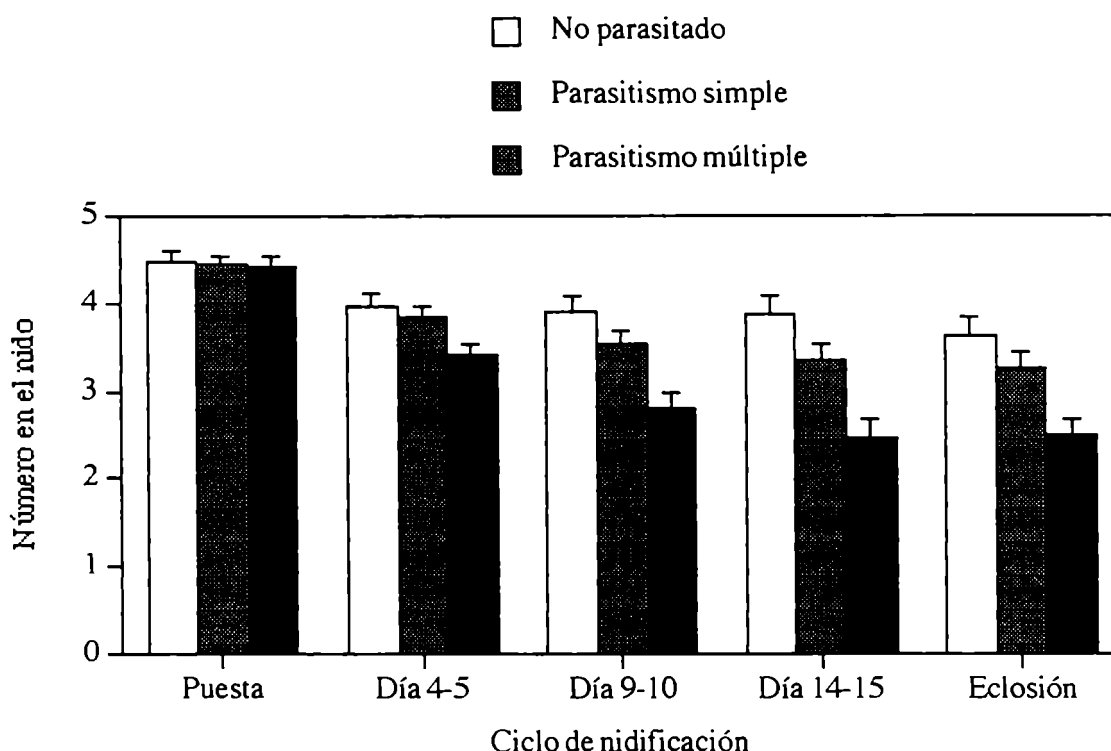


Figura 5.1: Efecto del parasitismo simple y múltiple sobre la pérdida de huevos del hospedador. Se comparan el número de huevos del hospedador presentes en nidos al mismo día del ciclo de nidificación. Puesta se refiere al número total de huevos puestos (tamaño de puesta). Día 4-5 se refiere al número de huevos presentes en el nido el día en que finalizó la puesta; Día 9-10 y Día 14-15 corresponden a 5 y 10 días desde que finalizó la puesta en puestas de 4 y 5 huevos respectivamente. Eclosión se refiere al día en que eclosionó el primer pichón. Se grafican las medias y errores estándar. No fueron significativas las diferencias en tamaño de puesta (Kruskal-Wallis, $P=0.918$). Fueron significativas en cambio, todas las diferencias a partir del día en que finalizó la puesta entre nidos no parasitados y nidos con parasitismo múltiple, ($P=0.011$, $P=0.0001$; $P=0.0001$ y $P=0.007$ respectivamente, con contrastes "a posteriori" $P<0.05$). Los tamaños de muestra de los nidos no parasitados fueron: 49, 52, 41, 31 y 37, de los nidos con parasitismo simple: 41, 52, 41, 31 y 37; y de los nidos con parasitismo múltiple: 56, 70, 59, 44 y 49.

5.3.4. Pichones eclosionados y volantones producidos.

Si bien no hubo diferencias en el tamaño de puesta del hospedador entre nidos sin parasitar y parasitados (4.49 ± 0.11 vs. 4.44 ± 0.09 , Mann-Whitney $P=0.2$), como consecuencia de la pérdida de huevos asociada al parasitismo, el número de huevos presente en el nido inmediatamente antes de la eclosión fue significativamente menor en nidos parasitados que en no parasitados (Mann-Whitney $P<0.001$). Asimismo, en nidos parasitados eclosionaron menos pichones y se produjeron menos volantones del hospedador (Mann-Whitney $P=0.003$ y $P=0.006$ respectivamente). Cuando se divide a los nidos parasitados en nidos con parasitismo simple y parasitismo múltiple, las diferencias son también significativas (Kruskal-Wallis $P<0.001$ en las 3 comparaciones).

En los nidos con parasitismo múltiple el número de huevos que permanece durante toda la incubación es menor que en los nidos sin parasitar. Asimismo, en los nidos con parasitismo simple y múltiple nacieron menos pichones que en los no parasitados. Finalmente, los nidos con parasitismo simple y múltiple difirieron tanto entre sí como de los no parasitados en cuanto al número de volantones que produjeron (contrastes "a posteriori", $P<0.05$, Figura 5.2).

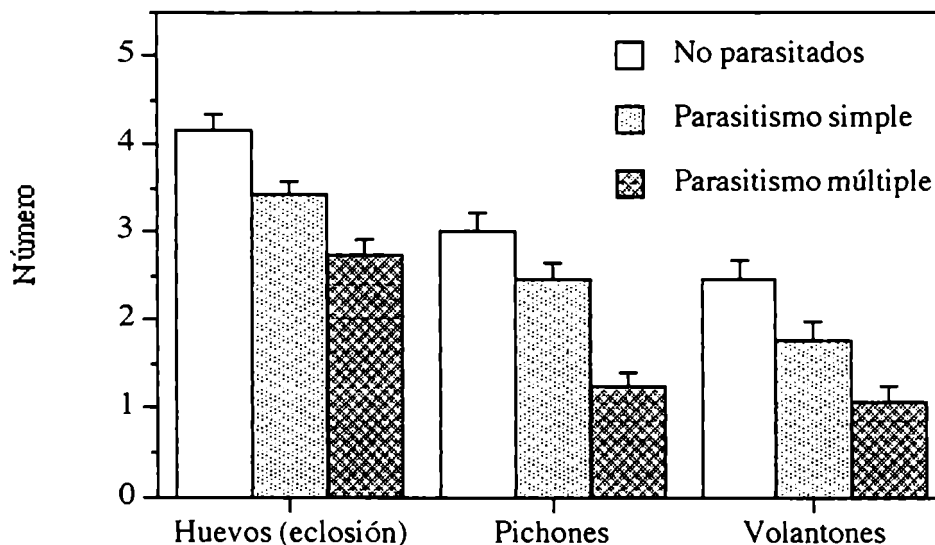


Figura 5.2: Efecto del parasitismo simple y múltiple en el número de huevos que permanecen durante toda la incubación "Huevos (eclosión)", pichones eclosionados y volantones producidos del hospedador. Las columnas de huevos son equivalentes las columnas "eclosión" de la figura 5.1. Las diferencias entre nidos no parasitados y con parasitismo múltiple son significativas tanto para huevos como para pichones nacidos y volantones producidos. También hubo diferencias en el número de pichones nacidos entre nidos con parasitismo simple y múltiple. En el número de volantones producidos, todas las diferencias fueron significativas (Kruskal-Wallis $P<0.001$ y comparaciones "a posteriori" $P<0.05$). Se grafican medias y ES. Los datos de huevos corresponden a 31 nidos no parasitados, 47 con parasitismo simple y 52 nidos con parasitismo múltiple; los datos de pichones corresponden a 25, 39 y 42 nidos; mientras que los datos de volantones corresponden a 21, 29 y 32 nidos respectivamente.

El efecto final del parasitismo, o sea en el número de volantes de pecho amarillo producidos, es claramente afectado por el nivel de parasitismo. Si se divide al parasitismo en categorías según el número máximo de huevos parásitos que recibió cada nido, los nidos que recibieron 4-5 huevos del parásito produjeron menos pichones volantes que los que recibieron hasta 3 y estos a su vez fueron menos productivos que los no parasitados (Figura 5.3, Kruskal-Wallis $P=0.001$ y contrastes "a posteriori" $P<0.05$)

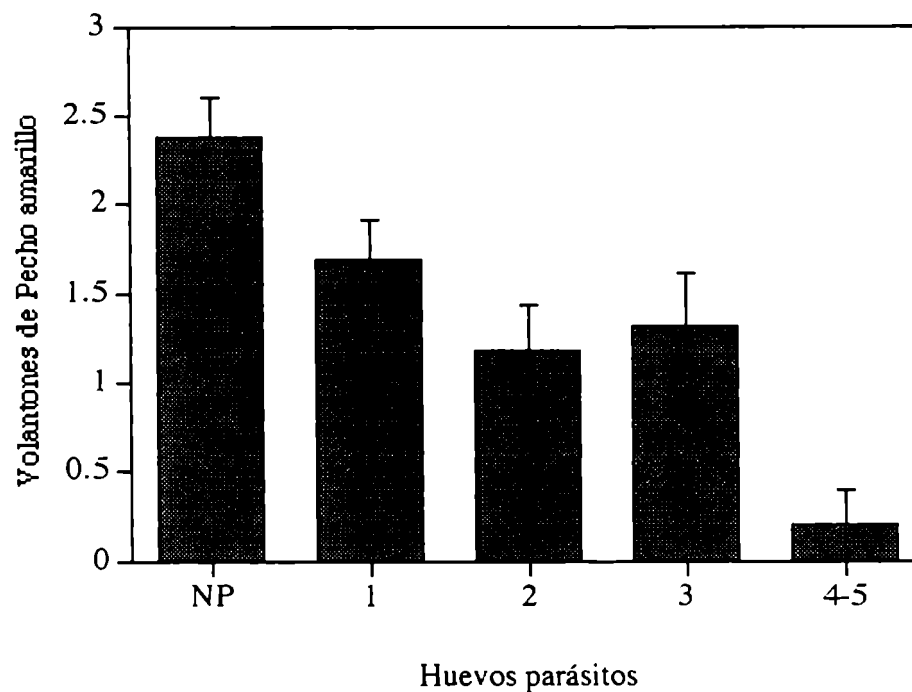


Figura 5.3: Efecto del número de huevos parásitos recibidos en el número de volantes de pecho amarillo producidos. La categoría NP corresponde a los nidos no parasitados. Se grafican las medias con sus respectivos ES. Quedan determinados dos niveles de reducción en la producción de volantes del hospedador: el causado por el parasitismo con hasta 3 huevos parásitos y el que producen 4 o más huevos (Kruskal Wallis $P<0.001$ y comparaciones "a posteriori" $P<0.05$). El número de nidos correspondiente es (de izquierda a derecha): 21, 29, 11, 16 y 5.

El menor número de pichones que eclosionaron y de volantes que abandonaron el nido puede ser simplemente la consecuencia del menor número de huevos presentes inmediatamente antes de la eclosión. Para eliminar este efecto, se calculó el número de pichones nacidos por huevo que permaneció en el nido durante toda la incubación. No se detectó efecto de la permanencia de uno o varios huevos parásitos en el nido sobre la probabilidad de eclosión de los pichones del hospedador (Kruskal-Wallis: $P=0.17$). Asimismo, al relativizar el número de volantes producidos al número de pichones nacidos, tampoco se observó efecto del

nacimiento de uno o varios pichones parásitos en la proporción de pichones del hospedador que abandonan el nido ($P=0.11$). Sin embargo, existió un efecto residual de la permanencia de huevos parásitos en el nido sobre la proporción de huevos del hospedador que produjeron pichones volantes. En nidadas donde permanecieron 3 ó más huevos del parásito fue menor la proporción de huevos del hospedador que permaneciendo en el nido, llegaron a producir pichones volantes que en nidadas con hasta 2 ó sin huevos parásitos (Figura 5.4).

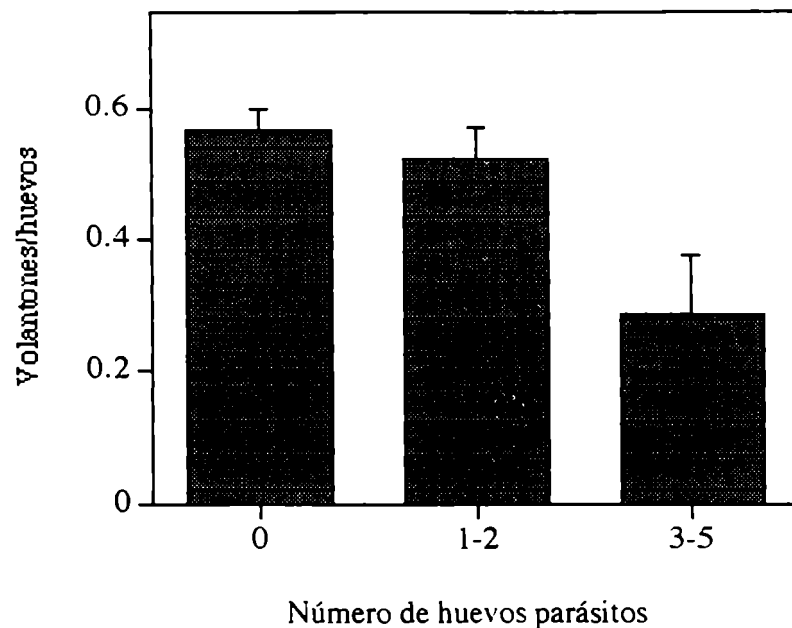


Figura 5.4: Efecto de la permanencia de huevos parásitos en el nido sobre la proporción de huevos del hospedador no removidos que producen pichones volantes. Tanto huevos del hospedador como huevos parásitos se refiere a aquellos que permanecieron en el nido durante toda la incubación. Dentro de la categoría 0 se incluye tanto a nidos no parasitados como a parasitados donde el huevo parásito fue removido. Se grafican medias y ES. Son significativas las diferencias de la categoría 3-5 frente a 0 y 1-2 huevos parásitos (test de Kruskal-Wallis $P=0.026$ y comparaciones "a posteriori" $P<0.05$). Los tamaños de muestra fueron 36, 47 y 13 nidos respectivamente.

El parasitismo no afectó la frecuencia aparición de reducción de nidada en perjuicio de los pichones del hospedador. Hubo mortalidad diferencial de pichones del hospedador en 8/19 nidos no parasitados donde habían eclosionado al menos dos pichones y en 21/47 nidos parasitados donde eclosionó al menos un pichón del hospedador además de algún otro pichón (Test exacto de Fisher, $P>0.99$).

Sin embargo, la presencia de pichones parásitos afectó el desarrollo en peso de los pichones del hospedador. Pichones de pecho amarillo que sobrevivieron hasta llegar a volantones en nidos con 2 o más pichones de tordo, tuvieron tasas de crecimiento (K. Ricklef 1967) más bajas que aquellos que crecieron con no más de un pichón parásito o en nidos sin parasitar (0.424 vs. 0.488 y 0.472 respectivamente, prueba para comparar más de dos pendientes de regresión $P < 0.01$ y contrastes "a posteriori" $P < 0.05$).

La presencia de ayudantes en el nido actuó aparentemente como un atenuante de efectos mayores del parasitismo. En nidos donde eclosionaron ambas especies, la presencia de ayudantes aumentó la proporción de pichones del hospedador sobrevivientes (Test de Mann-Whitney, $P = 0.039$); pero no aumentó la proporción de pichones parásitos que llegaron a volantón ($P = 0.34$; Figura 5.5).

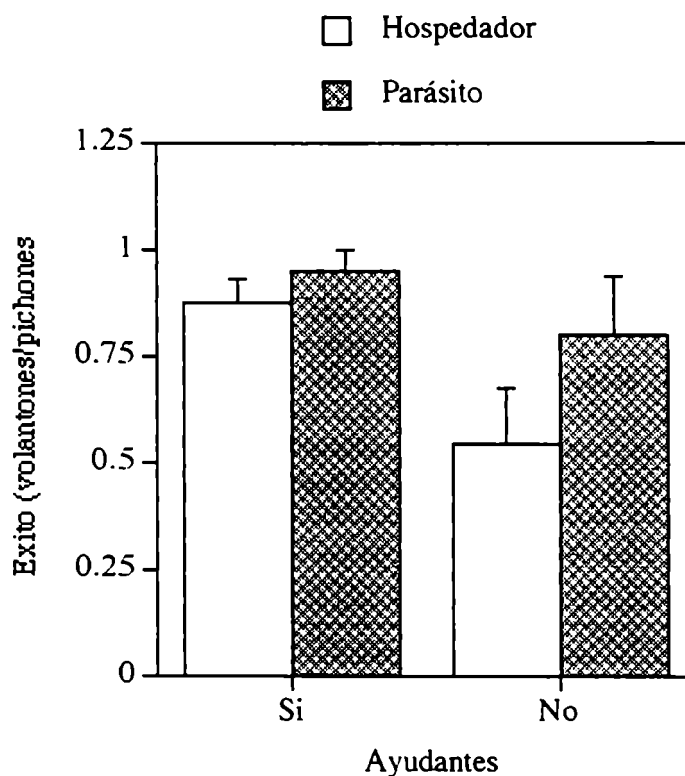


Figura 5.5: Exito de los pichones del hospedador y parásito, medido como proporción de nacidos que llega a volantón, en nidos con ayudantes ($n = 13$) y sin ayudantes ($n = 10$) donde eclosionaron ambas especies. Se grafican medias+ES. En nidos con ayudantes la proporción de pichones del hospedador que sobrevivieron fue significativamente mayor que en nidos sin ayudantes (test de Mann-Whitney, $P = 0.039$). No hubo efecto de la presencia de ayudantes en la proporción de pichones parásitos sobrevivientes ($P = 0.34$).

5.4 Discusión

El parasitismo del tordo renegrado afecta el éxito reproductivo del pecho amarillo a nivel poblacional (es decir incorporando otras variables como la predación y abandono de nidos). El número de huevos del hospedador que producen pichones volantones por nido en nidos parasitados se reduce un 23 % con respecto a la de los nidos no parasitados durante el mes de diciembre. El descenso en la productividad medido como volantón/huevo del 8.5 % en nidos de pecho amarillo es aparentemente más bajo que el promedio del 15.7 % calculado en base de la información recopilada por Payne (1977 a) para 9 hospedadores del tordo renegrado y del tordo cabeza marrón (Tabla I en Payne 1977 a). Sin embargo, esta reducción es especialmente importante si se tiene en cuenta que, a diferencia del pecho amarillo, los hospedadores estudiados nunca son de mayor tamaño que los parásitos. El descenso significativo en la productividad medido a nivel poblacional por efecto del parasitismo se manifiesta sólo a fines de la temporada reproductiva coincidiendo con un aumento significativo en la incidencia del parasitismo y el número promedio de huevos parásitos por nido (ver capítulo 3). Si bien el 88 % de los nidos de pecho amarillo que se inician son predados o abandonados, en ausencia del parasitismo el 12 % de nidos exitosos hubiera producido un mayor número de volantones del hospedador. Una forma de estimar esa pérdida es considerar que cada nido exitoso parasitado hubiera producido aproximadamente el mismo número de volantones que los nidos no parasitados. Los 62 nidos parasitados exitosos produjeron un total de 75 volantones y los 21 nidos no parasitados, 49 (Tabla 5.1). De no haber sido parasitados, esos nidos hubieran producido 175 volantones $[(62 \times 49) / 21]$, por lo que la productividad efectiva del hospedador en esos 62 nidos se redujo en 100 volantones por efecto del parasitismo.

Entre los estudios previos sobre efecto del parasitismo de *Molothrus bonariensis* sobre otros hospedadores sólo uno (Cruz *et al* 1990) no encuentra efecto del parásito. Estos autores registran una predación muy alta (70 %), no eliminan dicho factor del análisis y no dan datos sobre el promedio de huevos parásitos por nido. Los demás estudios (Sick 1958, King 1973, Post & Wiley 1977 a, Fraga 1978, 1983, Salvador 1984, Fraga 1985, Wiley 1985) observan pérdida de huevos y un menor tamaño de nidada en nidos parasitados. Post y Wiley (1977) además registran una menor proporción de pichones eclosionados en nidos parasitados. En algunos casos en que el hospedador es de mucho menor tamaño que el parásito como es el caso del chingolo, *Zonotrichia capensis*, también existen pérdidas importantes por

competencia entre pichones del hospedador y del parásito (King 1973, Fraga 1978, 1983a).

Tanto en el caso del parasitismo simple como múltiple, la mayor parte del costo del parasitismo para el pecho amarillo estaría relacionado con la ruptura y pérdida de huevos principalmente durante el estadio de puesta. El 78 % de los eventos de parasitismo por parte del tordo renegrido ocurrieron durante la puesta (ver sección 4.3.3), por lo que la mayor parte de esas pérdidas serían atribuibles a la acción directa de la hembra del parásito y no podrían asignarse a la presencia del huevo parásito en sí.

Altos niveles de parasitismo afectan el éxito reproductivo aún cuando se elimina el efecto de la remoción de huevos por parte de la hembra parásita. Cuando permanecen 3 o más huevos parásitos en el nido, disminuye la proporción de los huevos del hospedador que sin haber sido removidos, llegan a producir pichones volantones. Esto se debería a la combinación de dos efectos. Por un lado, la eficiencia de incubación en nidadas numerosas disminuye (Petit 1991, Lerkelund *et al* 1993) por lo que los huevos de pecho amarillo que permanecen en el nido no logran ser incubados adecuadamente (4.4.5). Este hecho se vería agravado porque los pichones parásitos nacen en promedio 1–2 días antes que los pichones del hospedador (Figura 4.5.b) y éste probablemente disminuya la eficiencia de la incubación cuando comienza a alimentar a esos pichones. Por otra parte, aún si logran eclosionar, los pichones de pecho amarillo pueden morir en la competencia con numerosos pichones parásitos. Incluso, si los pichones del hospedador logran sobrevivir, el nacimiento de más de un pichón parásito afecta su desarrollo en peso dentro del nido disminuyendo su tasa de crecimiento promedio. La reducción experimental de la tasa de crecimiento en otros Passeriformes determina que los individuos alcancen un menor tamaño corporal lo que disminuye sus habilidades competitivas en situaciones de competencia intraespecífica (Richner *et al* 1989).

El rechazo de huevos parásitos del morfo blanco dentro de las 24 hs. (ver capítulo 6) y las diferencias entre las frecuencias de aparición de dicho morfo entre nidos abandonados y nidos activos (24 vs. 3.5 % respectivamente, ver capítulo 4), hace que muy probablemente exista una cierta cantidad de eventos de parasitismo con ese morfo que no pudieron ser detectados en este estudio. Frente a esta situación, no puede descartarse que el parasitismo simple afecta sólo en la etapa final (producción de pichones volantones), pueda deberse en parte a problemas de muestreo. Los

nidos considerados como no parasitados podrían incluir casos de parasitismo con huevos parásitos de morfo blanco no detectados debido a un rápido comportamiento de rechazo por parte del hospedador. En apoyo de esta hipótesis, en un 23% de los nidos no parasitados se detectó la aparición de huevos picados durante la puesta e incubación. Además, en el tordo renegrado los eventos de parasitismo y picadura no están siempre asociados y otros autores han registrado la existencia de eventos de picadura sin parasitismo posterior (ver 4.4.5).

En el pecho amarillo, cuando la oferta de alimento no llega a ser suficiente se produce la muerte de los últimos pichones en nacer (ver capítulo 3). Cuando el nido posee ayudantes, el mayor número de adultos que atienden al nido aumenta las entregas de alimento (Emlen 1984, Brown 1987). La presencia o no de ayudantes en el nido actúa como una variable más que explicaría la gran disparidad en el número total de pichones que pueden ser criados exitosamente por esta especie. En nidos no parasitados por ejemplo, el número de pichones que llegan a volantón varía entre 1 y 5. Según Orians y colaboradores (1977), la presencia de ayudantes en el nido hace que el número de adultos que proveen de alimento a los pichones oscile entre 2 (nidos sin ayudantes) y 8. En la población en estudio un 40 % de los nidos que produjeron pichones volantones poseían ayudantes (ver sección 3.3.1). En el 98 % de los nidos donde eclosionaron ambas especies, los pichones de tordo fueron los primeros en nacer. La presencia de ayudantes en el nido podría disminuir el efecto del parasitismo al beneficiar a los últimos pichones nacidos que son siempre del hospedador.

Entre los 62 nidos parasitados que escaparon a la predación, hubo 17 (27 %) que sólo produjeron volantones del parásito. La productividad de esos nidos fue igual a 0 y es la misma que se obtendría si hubieran sido predados. Sin embargo, además de invertir 12 días en la incubación y 12 días más en la crianza de los pichones parásitos dentro del nido, los pecho amarillo adultos debieron invertir entre 2 semanas a un mes para atender a los volantones de tordo renegrado (período durante el cual son dependientes de sus padres adoptivos luego de abandonar el nido Friedmann 1929, Fraga 1985). El tiempo y la inversión parental de esos padres en los volantones parásitos posiblemente se hubiera invertido en renidificar de inmediato en el caso de que la pérdida de ese nido hubiera sido por predación.

La magnitud de la presión de la selección natural que actúa sobre las adaptaciones de los hospedadores para contrarrestar los efectos del parasitismo, es función tanto de

la incidencia como de los costos del mismo (Rothstein 1975b, May & Robinson 1985). En el capítulo siguiente se discute qué mecanismos comportamentales ha desarrollado el pecho amarillo para contrarrestar los costos del parasitismo del tordo renegrido.

Capítulo 6

Defensas del pecho amarillo frente al parasitismo de cría del tordo renegrado.

6.1 Introducción

La selección natural va a favorecer el desarrollo de aquellas conductas que maximicen el éxito reproductivo individual; por lo que es de esperar que las especies hospedadoras desarrollen mecanismos de defensa que minimicen tanto la incidencia como el impacto del parasitismo de cría (Rothstein 1975b, Payne 1977a, May & Robinson 1985). Las estrategias de defensa antiparasitarias mejor estudiadas son aquellas responsables del reconocimiento de la presencia de los huevos parásitos en el nido (Rothstein 1975a, 1976, 1978, Rohwer *et al* 1989, Mosknes *et al* 1991). Si el hospedador es capaz de detectar que ha sido parasitado, en respuesta a un evento de parasitismo puede abandonar el nido (Graham 1988) o construir un nuevo nido por encima la puesta parasitada (Friedmann 1963, Burgham & Picman 1989). Estas formas de rechazo resultan muy costosas ya que implican reiniciar el ciclo de nidificación y sólo se mantendrían evolutivamente en aquellos casos en los que las pérdidas por parasitismo sean muy altas y exista una alta probabilidad de renidificar exitosamente (Burgham & Picman 1989). Cuando el hospedador es lo suficientemente grande como para poder manipular y rechazar el huevo parásito, sería de esperar que para reducir los costos que implica el abandono del nido, desarrolle además mecanismos de reconocimiento de los huevos parásitos. Si el hospedador logra expulsarlos antes de que eclosionen los posibles costos que tendría son: 1) errores de discriminación entre los huevos propios y los del parásito que podrían implicar la expulsión de huevos propios (Marchetti 1992) y 2) ruptura de huevos propios durante la manipulación de los huevos del parásito (Payne 1977a).

El costo del rechazo se relacionaría con la estructura y el largo del pico del hospedador que condicionan el modo en que éste realiza la manipulación (Rohwer

& Spaw 1988). Especies de pico largo toman el huevo intacto a lo ancho, usando el pico a modo de pinza ("grasp-ejecters"). A diferencia de estas especies, las aves de pico corto deben picar el huevo antes de intentar sacarlo del nido ("puncture-ejecters") (Rothstein 1975b, 1977). El costo para los hospedadores de pico corto sería en principio mayor ya que aumentaría el riesgo de ruptura de los huevos propios durante la manipulación (Rohwer *et al* 1989). En forma consistente con la hipótesis del mayor costo del rechazo, de las 14 especies descritas como rechazadoras de huevos del tordo cabeza marrón *Molothrus ater* , 10 son rechazadoras a modo de pinza (Rohwer & Spaw 1988), 2 rechazan picando el huevo (Rohwer & Spaw 1988, Sealy & Neudorf 1995), una rechaza reconstruyendo el nido por encima de la puesta parasitada (Friedmann 1929, Sealy 1995) y una abandona ante la presencia de un huevo parásito en el nido (Rothstein 1976). Los hospedadores de los parásitos de cría que poseen pichones que agreden a sus huevos y/o pichones, obtiene éxito reproductivo nulo al aceptar al huevo parásito. Es de esperar entonces, que sean menos tolerantes hacia los huevos parásitos aún cuando el rechazo implique pagar mayores costos. En concordancia con la hipótesis anterior, entre los hospedadores del cucú común *Cuculus canorus* 7 especies son rechazadoras a modo de pinza, 6 especies rechazan picando el huevo y 6 especies rechazan por abandono. Los huevos de cucú común y del tordo cabeza marrón son de tamaño y dureza semejantes, sin embargo cuando se compara la respuesta de hospedadores de tamaño comparable, los hospedadores del tordo son aceptores mientras que los del cucú rechazan por abandono o por picotazo (Mosknes *et al* 1991). Mientras que la mayoría de las especies que coexisten con el cucú común muestran algún nivel de rechazo al ser puestas a prueba mediante los experimentos de parasitismo artificial (Davies & Brooke 1989a), prácticamente no se detectan niveles intermedios de aceptación en el caso de los hospedadores potenciales del tordo cabeza marrón (Rothstein 1975a).

La discriminación que practican las especies rechazadoras hacia los huevos parásitos podría ser el resultado de dos mecanismos posibles: reconocimiento genuino o discordancia. Si el hospedador rechaza por discordancia, saca del nido a los huevos parásitos porque en general son superados en número por los propios y están en minoría. Si en cambio el reconocimiento es genuino, el hospedador reconoce a sus propios huevos y rechazará los huevos parásitos independientemente de si están en minoría o no (Rothstein 1982). Los experimentos de parasitismo artificial que crean nidadas en las que el número de huevos parásitos supera a los del hospedador resultan en el rechazo de los huevos parásitos, por lo que en general se descarta que

las especies puestas a prueba rechacen por discordancia (Victoria 1972, Rothstein 1975c, 1982).

Todos los mecanismos de defensa antiparasitarios de los hospedadores que actúan a partir del reconocimiento del huevo parásito operan después de que el nido ha sido parasitado y no evitan las pérdidas de huevos que pudieran ocurrir asociadas al evento de parasitismo en sí (Robertson & Norman 1976). Las hembras de los parásitos de cría en general remueven algún huevo del hospedador en el nido parasitado (Rothstein 1990). Ese costo es sufrido por el hospedador aún cuando logre rechazar el huevo parásito exitosamente. En este sentido, Rothstein (1970 en Mason 1980), señala que la forma más ventajosa de defensa frente al parasitismo de cría por parte del hospedador sería directamente evitar el acceso de la hembra parásita al nido.

La intensidad de la selección natural que actúa sobre el desarrollo de los mecanismos de defensa del hospedador dependerá tanto del nivel de parasitismo que soporte esa especie, como de los costos del parasitismo (Rothstein 1975 b, Robertson & Norman 1976, May & Robinson 1985). En la mayoría de los cuclillos parásitos la hembra remueve un huevo del hospedador al mismo tiempo que parasita (para una revisión, ver Brooker & Brooker 1990). En el tordo cabeza marrón, *M. œer* y probablemente en todos los tordos, el parasitismo involucra la realización de dos comportamientos separados en el tiempo: la colocación de un huevo parásito en el nido, "parasitismo" propiamente dicho y la picadura o remoción de algún huevo del hospedador "remoción" (Scott *et al* 1992, Hill & Sealy 1994).

Para los hospedadores de los tordos capaces de criar algunos pichones propios junto con el pichón parásito, las pérdidas en éxito reproductivo debidas a la remoción de huevos por parte de la hembra parásita son comparables a las pérdidas por la competencia entre sus pichones y los del parásito. La estrategia de rechazo de huevos parásitos sólo reduce los costos asociados a la presencia del huevo parásito en sí y a la competencia entre pichones. La única forma de evitar todos los costos del parasitismo incluyendo las pérdidas por remoción, sería mediante el reconocimiento de los tordos como enemigos potenciales cuando se hallan en las cercanías del nido. Cuando el tamaño corporal del hospedador es comparable o mayor que el del parásito, los hospedadores pueden responder agresivamente en forma semejante a como se comportan frente a un potencial predador (Mosknes *et al* 1990, Neudorf & Sealy 1992). En el caso de ser de menor tamaño que el parásito,

pueden cubrir el nido en forma silenciosa para impedir la detección y acceso al mismo (Neudorf & Sealy 1992).

Sin embargo, el reconocimiento y defensa del nido frente a los parásitos de cría son poco eficientes frente al parasitismo si los hospedadores abandonan su nido durante períodos prolongados de tiempo o no permanece en las cercanías al menos en el horario en que las hembras parasitan (Neudorf & Sealy 1994).

El objetivo del presente capítulo es estudiar qué mecanismos de defensa posee el pecho amarillo para enfrentar al parasitismo del tordo renegrido. Posteriormente y teniendo en cuenta su efectividad y los costos del parasitismo que neutralizan, se discute la eficiencia relativa de los mismos.

6.2 Materiales y métodos

6.2.1 Reconocimiento y discriminación hacia huevos parásitos

Durante 1992 se realizaron experimentos de parasitismo artificial para analizar si el hospedador reconoce diferencialmente los huevos parásitos de los morfos blanco o manchado de coloración. Nidos con la puesta completa y naturalmente parasitados con el morfo manchado, fueron parasitados en horas de la mañana con un huevo parásito del morfo blanco. Utilizando el criterio propuesto por Rothstein (1975a), el huevo parásito experimental se consideró aceptado si permanecía en el nido, siendo éste atendido hasta 5 días después de su introducción. Ese mismo criterio fue utilizado con los huevos parásitos manchados puestos por las hembras de tordo renegrido.

Para estudiar si el pecho amarillo utiliza además del color el tamaño como clave identificatoria hacia los huevos parásitos del morfo blanco, durante 1993 se realizaron experimentos de parasitismo artificial manipulando esta última variable. Se simuló huevos parásitos de morfo blanco de tamaño semejante a los huevos del hospedador utilizando huevos de pecho amarillo pintados de blanco. El tratamiento control se realizó repitiendo la experiencia utilizando huevos parásitos del morfo manchado pintados de blanco. De esta forma se controló por el posible efecto de la pintura en el comportamiento de rechazo del hospedador. El parasitismo natural ocurre principalmente durante la puesta del hospedador (sección 4.3.3), y entre el amanecer y las 12:00 hs (Hoy & Ottow 1964, Post & Wiley 1977a, Fraga 1985). Un huevo de tordo renegrido o un huevo de pecho amarillo pintados de

blanco se colocaron entre las 8:00 y las 11:00 hs. en nidos que estaban en puesta con hasta 2 huevos del hospedador. Para evitar mayores interferencias, la introducción se realizó cuando el nido estaba libre. Se realizó observación focal del nido (Altmann 1974) durante los 45' posteriores al experimento con binoculares 8 x 30 desde una distancia de unos 40 m. De producirse la llegada de los dueños del nido durante ese intervalo, se registró el comportamiento de los mismos. Si el huevo experimental no fue rechazado durante el período de observación, se realizó una revisión posterior a las 2-4 horas y posteriormente cada 24 horas hasta que transcurrieran 5 días o el huevo fuera rechazado. Cada nido recibió un único tratamiento; es decir fue parasitado experimentalmente una sola vez.

En todos los experimentos de parasitismo artificial, se utilizaron huevos naturales. En unos pocos casos éstos habían sido vaciados, por lo que se rellenaron con parafina para darle peso y resistencia adecuados. Los huevos utilizados en los experimentos durante la temporada reproductiva de 1992 provenían de museos. Todos los demás huevos se colectaron en nidos de pecho amarillo del área de estudio luego de que éstos fueran abandonados o predados.

En cuanto al parasitismo natural, un huevo de tordo fue considerado aceptado si eclosionó o permaneció en el nido durante al menos 5 días. Alternativamente se lo consideró rechazado si permaneció por menos de 5 días y desapareció del nido sin mediar ninguna otra perturbación como por ejemplo la desaparición de algún huevo del hospedador o un nuevo evento de parasitismo.

6.2.2 Defensa del nido frente a parásitos de cría adultos.

Para analizar si existía defensa del nido por parte del hospedador frente a los tordos adultos, durante 1994 se realizaron experimentos usando como estímulo la presentación de ejemplares embalsamados de tordo renegrado. Si bien el pecho amarillo es una especie no territorial (Orians 1980), podría desarrollar algún tipo de comportamiento agresivo hacia individuos de otras especies que se encuentren a muy corta distancia de su nido. En ese caso, los pecho amarillo responderían agresivamente a la presencia de los tordos así como de cualquier otra especie que no implicara ningún peligro. Para poner a prueba la hipótesis del reconocimiento de los tordos adultos como enemigos potenciales, se comparó la respuesta generada por la presencia de los parásitos de cría, con la que genera un individuo de varillero de ala amarilla, *Agelaius thilius* (Icterinae), especie que cohabita en el mismo ambiente y que no es parásito ni predador de nidos. Un tordo y una hembra de varillero de ala

amarilla embalsamados fueron colocados a ambos lados y a un metro del nido en línea recta (Figura 6.1). La presentación de los 2 ejemplares fue simultánea. La hembra de varillero de ala amarilla posee un tamaño y coloración similar a la hembra parásita. Numerosos individuos de esta especie nidifican en los bajos con totoras (*Tipha* sp) que se encuentran a los lados del Canal 2. El experimento se realizó utilizando nidos en puesta con hasta 3 huevos del hospedador. En este período, la frecuencia de eventos de parasitismo es máxima (Figura 4.3).

Durante cada experimento se realizó la observación focal del nido con binoculares 8 x30 desde una distancia de unos 20-30 m. Se registró el tiempo que tardaron los adultos en regresar al nido, el número de individuos que respondieron y el tipo de respuesta dirigida hacia el tordo renegrado y la especie control durante los 15' posteriores al regreso. Se realizaron dos tratamientos: uno presentando una hembra de tordo y una hembra de varillero y el otro presentando un macho de tordo y una hembra de varillero. En ambos casos se utilizó como control de la manipulación a la respuesta dirigida hacia la hembra de varillero de ala amarilla. Para evitar un reforzamiento positivo en la respuesta (Knight & Temple 1986), cada nido recibió un único tratamiento.



Figura 6.1: Foto del sistema utilizado para poner a prueba el reconocimiento y la defensa del nido frente a los tordo renegrado adultos. Se observa un nido de pecho amarillo en el centro con la hembra de tordo renegrado (izquierda) y la hembra de varillero de ala amarilla (derecha) a 1 m del mismo.

Se realizaron 14 sesiones con el par hembra de tordo renegrado-hembra de varillero y 8 con el par macho de tordo renegrado-hembra de varillero. Se categorizaron 4 comportamientos hacia los ejemplares embalsamados numerados de 1 a 4 en orden de agresividad creciente. El comportamiento 1 (sobrevuelo): consistió en vuelos rasantes sobre el modelo sin contacto físico con el mismo; comportamiento 2 (golpe con las patas): consistió en vuelos no rasantes sobre el modelo acompañados de golpes con las patas; comportamiento 3 (picoteo): consistió en un contacto con el pico, y comportamiento 4 (picoteo de intensidad mayor a 1): consistió en agresiones mediante picotazos repetidos que frecuentemente fueron acompañadas con vocalizaciones. Como en cada sesión se expresaron sólo 1 ó 2 conductas, se creó una nueva categoría llamada agresión con contacto físico que se define como la suma de los comportamientos 2, 3 y 4. Esta forma de agrupación es conservativa ya que implica darle igual peso a todas las conductas que involucraron contacto físico con los modelos. En cada sesión se compararon las frecuencias de las distintas conductas agresivas dirigidas hacia ambos modelos. En la comparación de cada conducta agresiva por separado, se incluyó a una determinada sesión sólo si los individuos la habían dirigido al menos hacia alguno de los dos modelos. En la comparación de la categoría agresión con contacto físico, se excluyeron del análisis aquellas sesiones experimentales en las que no se verificó contacto físico con ningún modelo.

En todos los análisis, se le otorgó igual peso a las respuestas generadas por un sólo individuo que a las generadas por igual número de individuos distintos.

6.2.3 Atención al nido.

En 1995 se realizaron observaciones focales de nidos en distintos períodos del ciclo de nidificación para cuantificar qué proporción del tiempo los pecho amarillo permanecían en el nido o cerca de éste y, por lo tanto, podrían impedir el parasitismo. Dado que la hembra de tordo parasita entre el amanecer y las 12:00 hs, todas las observaciones se realizaron dentro de la banda horaria comprendida entre las 6:30–11:00 hs. Se dividió a los nidos en tres categorías según el estadio de nidificación en que se hallaban: *puesta temprana* (en puesta con menos de 3 huevos), *puesta tardía* (en puesta con 3 ó más huevos) e *incubación* (puesta completa). Para minimizar el efecto de la presencia del observador, las observaciones se realizaron desde el interior de un vehículo estacionado a unos 30

m del nido. En cada nido focal se registró durante un período de 40' la presencia de individuos, su distancia aproximada al nido y el tipo de actividades que realizaban . Se observaron 8 nidos durante la puesta temprana, 4 durante la puesta tardía y 7 durante la incubación. Se categorizaron 4 comportamientos individuales que se relacionan con 4 estados del nido focal. Según los niveles de atención creciente se dividieron en: *nido libre*: nido sin individuos visibles hasta a 20 m de distancia; *individuos cerca*: presencia de individuos a menos de 20 m que pueden estar alimentándose; *individuo vigilando*: un individuo a menos de 10 m de distancia ubicado en una percha conspicuo, sin alimentarse y *en nido*: un individuo en el nido. Durante la observación en cada nido hubo en general 2 ó más individuos asociados; por lo que, en un mismo momento, puede haber un individuo en el nido y por ejemplo otro vigilando y/o cerca. Sólo la categoría nido libre es excluyente con respecto a todas las demás y la suma de las proporciones de tiempos en las distintas categorías es distinta de 1. La categoría individuos cerca podía incluir la presencia de otros individuos distintos de los dueños del nido que están simplemente alimentándose: por lo que se consideró que sólo cuando había individuos en el nido, o a lo sumo vigilando podía impedirse eficientemente el parasitismo.

Los resultados se expresaron como proporción total de tiempo durante el cual algún individuo se hallaba realizando una cierta actividad (por ej.: en el nido, alimentación, vigilancia etc.). La comparación de los niveles de atención a nidos durante los 3 períodos establecidos, se realizó mediante un test de Kruskal–Wallis con contrastes "a posteriori" (Siegel & Castellan 1988).

6.3 Resultados

6.3.1 a Rechazo de huevos parásitos: experimentos de parasitismo artificial.

En los experimentos de parasitismo artificial, nidos de pecho amarillo que habían sido parasitados naturalmente con huevos del morfo manchado, se parasitaron experimentalmente durante la incubación con huevos parásitos del morfo blanco. Hubo rechazo del huevo parásito blanco en 5/6 instancias. Tres de los rechazos ocurrieron durante las primeras 24 hs y los 2 restantes entre el cuarto y quinto día. En todos los casos, el huevo parásito del morfo manchado puesto en forma natural, fue aceptado.

Además, se parasitaron experimentalmente durante la puesta, 7 nidos con huevos "blancos" de tordo renegrado (largo: 2.19 ± 0.05 ; ancho 1.75 ± 0.04) y 6 con huevos "blancos" de pecho amarillo (largo: 2.67 ± 0.096 ; ancho 1.90 ± 0.024). Todos los huevos experimentales fueron rechazados en menos de 24 hs. En 10/13 experimentos, los padres regresaron al nido durante los 45' de observación posteriores al evento de parasitismo experimental y rechazaron el huevo parásito en 8 instancias. Los rechazos observados se produjeron en menos de 1 minuto a partir de la primera inspección del contenido del nido por parte de los adultos (4 casos) y entre 3-18 minutos en los (4) casos restantes. En todos los rechazos un individuo tomó el huevo con el pico a lo ancho y lo depositó en el suelo a unos 3-10 metros del nido. De los 4 huevos recuperados luego de ser rechazados, sólo 1 mostraba indicios de haber sido picado; todos los demás estaban intactos. Los 5 rechazos no observados ocurrieron antes de transcurridas 24 hs desde la introducción experimental (en 3 instancias entre los 45' y 4 horas de la introducción). No se detectaron diferencias en la respuesta ni en el tiempo de rechazo entre los huevos "blancos" del hospedador y del parásito (Test de Mann-Whitney, $P=0.3$).

La discriminación hacia los huevos blancos fue similar cuando había 2 huevos del hospedador y por lo tanto éstos estaban en minoría (10/13 instancias) o cuando había un sólo huevo del hospedador (3/13 instancias).

6.3.1.b Rechazo de huevos parásitos: parasitismo natural.

De acuerdo a los criterios enunciados, fue detectado el rechazo de 12/16 huevos parásitos de morfo blanco, 5/13 intermedios y 21/280 manchados (Chi-cuadrado de independencia, $P<0.0001$). El comportamiento hacia los huevos parásitos varió según el estadio de nidificación del hospedador en que sucedió el evento de parasitismo. Los huevos parásitos del morfo manchado fueron aceptados en 1/3 casos cuando fueron puestos dos días antes y en 6/14 casos si fueron puestos un día antes de iniciar la puesta. En los casos en que el parasitismo con el morfo manchado ocurrió luego de iniciada la puesta del hospedador, éste aceptó los huevos parásitos en 98/104 de los casos cuando fue parasitado durante la misma y en 11/11 casos cuando fue parasitado durante la incubación (Figura 6.2). Las diferencias observadas en la respuesta del hospedador entre antes y después de iniciar la puesta, son significativas (Test exacto de Fisher, $P<0.001$).

Por lo tanto, si se restringe el comportamiento del hospedador hacia eventos de parasitismo ocurridos luego de iniciada la puesta, fueron rechazados 11/14 huevos blancos, 3/7 huevos de morfo intermedio y sólo 6/115 huevos del morfo manchado (Chi-cuadrado de independencia $P < 0.0001$, Figura 6.3). En el caso de los huevos del morfo blanco, en 2 instancias fueron detectados ya fuera del nido cuando se hallaban en el suelo a 2-3 m del mismo. No hubo diferencias en el comportamiento de rechazo hacia los huevos blancos introducidos luego de iniciada la propia puesta, ya sea por parasitismo natural o artificial (parasitismo natural: 11/14 rechazos vs. parasitismo artificial: 17/18 rechazos, Test exacto de Fisher $P = 0.295$).

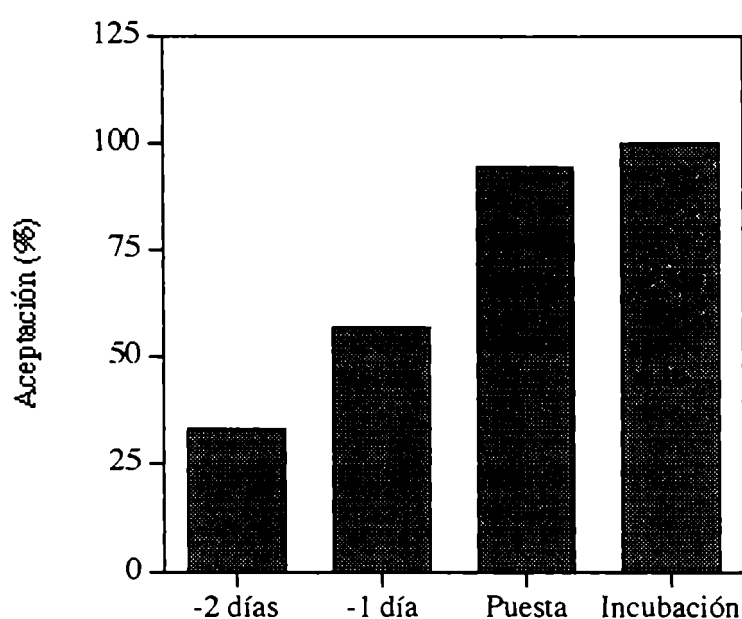


Figura 6.2: Respuesta del hospedador hacia los huevos parásitos del morfo de coloración manchado (parasitismo natural) en función de la fecha del estadio de nidificación en que ocurrió el evento de parasitismo. Las categorías -2 días y -1 día se corresponden a eventos de parasitismo ocurridos 2 ó 1 día antes de que el hospedador inicie su puesta. Para la información sobre el total de eventos de parasitismo ocurridos en cada categoría, ver el texto.

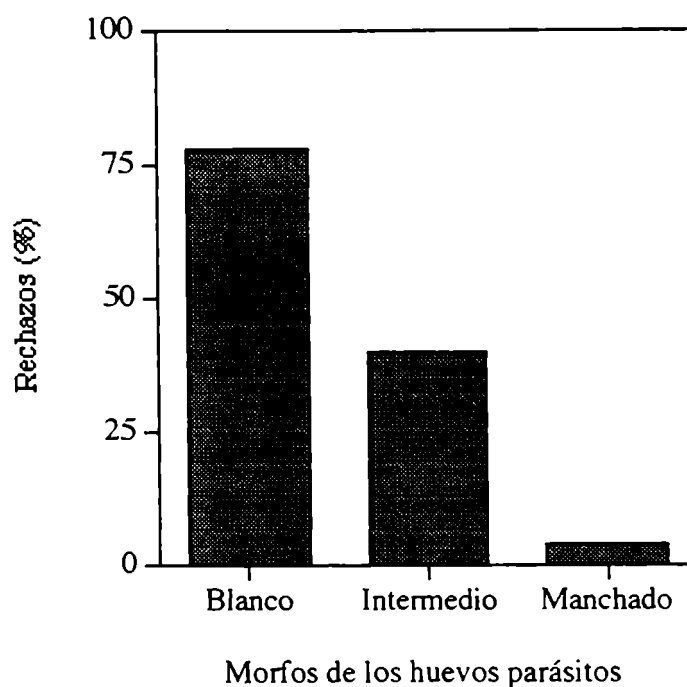


Figura 6.3: Proporción de rechazos de los huevos parásitos de distintos morfos de coloración (parasitismo natural) cuando los eventos de parasitismo ocurrieron durante la puesta o incubación del hospedador. El nivel de rechazo difirió entre los morfos de coloración del huevo parásito (Chi-cuadrado de independencia, $P < 0.001$).

6.3.2 Defensa del nido frente a los parásitos de cría adultos

En 13/14 sesiones del experimento con hembra de tordo, hubo respuesta hacia los ejemplares embalsamados. En 12 de esas sesiones la primer conducta agresiva se dirigió hacia la hembra del parásito, un resultado que muestra discriminación frente a lo esperado por azar (test binomial a una cola, $P = 0.002$). La hembra de tordo fue más agredida que el control en lo que se refiere a la conducta de picoteo mientras que en el caso de la de picoteo de intensidad mayor a 1, esta conducta nunca fue dirigida hacia el control (Figura 6.4). Los demás comportamientos se expresaron en menos de 5 sesiones, por lo que no es posible hacer el análisis estadístico (Siegel & Castellan 1988).

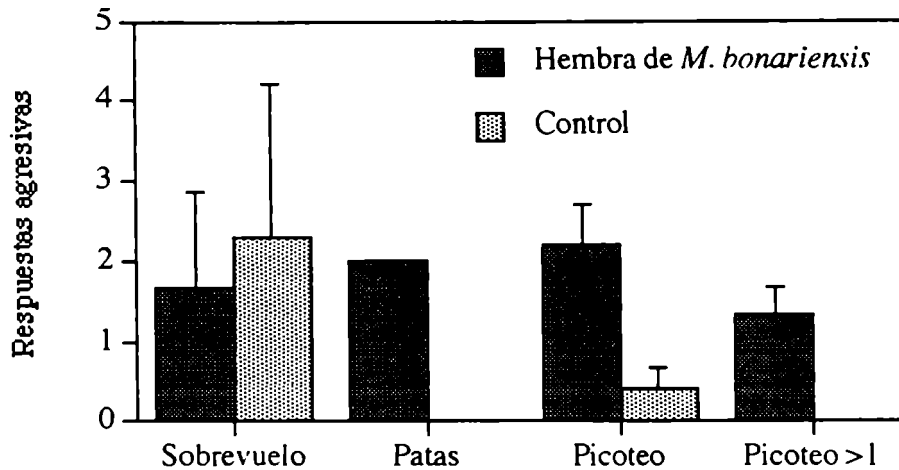


Figura 6.4: Número de respuestas agresivas dirigidas hacia la hembra de *Molothrus bonariensis* y hacia el control (hembra de *Agelaius thilius*) en el experimento de presentación simultánea de ejemplares embalsamados de ambas especies. La hembra de tordo fue más agredida que el control en lo que se refiere a la conducta de picoteo (test pareado de Wilcoxon $P=0.041$) y en la de picoteo de intensidad mayor a 1 ($P=0.019$). Se grafican las medias (barras) con sus respectivos errores estándar.

Los individuos respondieron a los ejemplares embalsamados en todas las sesiones del experimento macho de tordo-hembra de varillero, mostrando preferencia hacia el parásito en lo que respecta a dirigir la primer conducta agresiva ($P=0.04$). El macho de tordo fue más agredido que el control en lo que se refiere a la conducta de golpe con las patas (Figura 6.5). Si bien se expresó únicamente en 4 sesiones, la conducta de picoteo de intensidad mayor a 1 siempre se dirigió hacia el parásito y nunca hacia el control (2.5 ± 1.12 veces vs. 0).

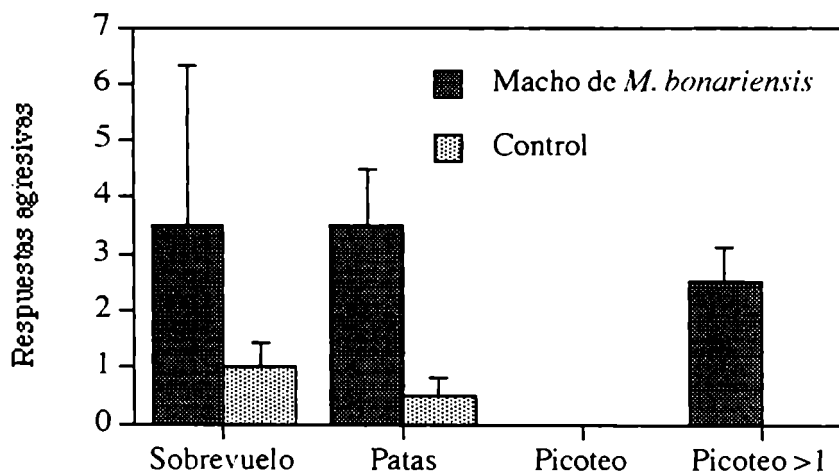


Figura 6.5: Número de respuestas agresivas dirigidas hacia el macho de *Molothrus bonariensis* y hacia el control (hembra de *Agelaius thilius*) en el experimento de presentación simultánea de ejemplares embalsamados de ambas especies. El macho de tordo fue más agredido que el control en lo que se refiere a la conducta de agresión con las patas (Test pareado de Wilcoxon, $P=0.04$).

El número de respuestas agresivas que generaron los parásitos contrastó notoriamente con el que recibió la especie control. Dándole igual peso a todas las conductas agresivas que implicaron contacto físico, tanto la hembra como el macho del parásito fueron más agredidos que el control (Figura 6.6). Incluso, la categoría de mayor agresividad que fue la de picoteo de intensidad mayor a 1, nunca fue dirigida hacia el control y si hacia los parásitos (Figuras 6.4 y 6.5). En 3 sesiones la respuesta hacia los ejemplares parásitos embalsamados fue desatada luego de generarse una agresión hacia hembras o machos de tordo vivos que se encontraban en la cercanía del nido.

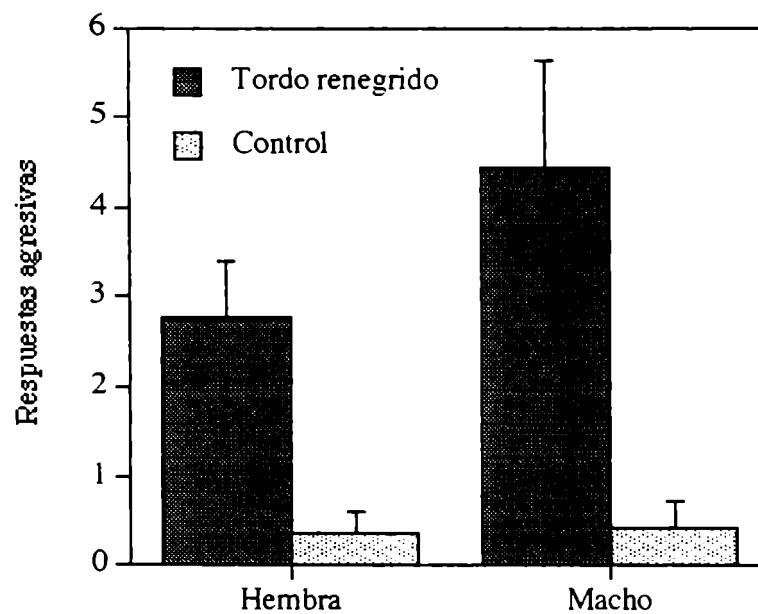


Figura 6.6: Agrupación de todas las respuestas agresivas con contacto físico dirigidas hacia la hembra (n=13) o macho (n=8) del tordo renegrido en comparación con las dirigidas al control (hembra de varillero de ala amarilla). Tanto la hembra como el macho parásitos fueron más agredidos que sus respectivos controles (test pareado de Wilcoxon, $P=0.006$ y $P=0.03$ respectivamente). Se grafican las medias con sus respectivos errores estándar.

6.3.3 Atención al nido.

La proporción de tiempo total en que al menos un individuo de la pareja se encuentra en el nido, fue menor durante la puesta temprana que en puesta tardía o incubación (Figura 6.7). Esta diferencia se mantuvo aún cuando se incluyó la presencia de individuos vigilando (Figura 6.7).

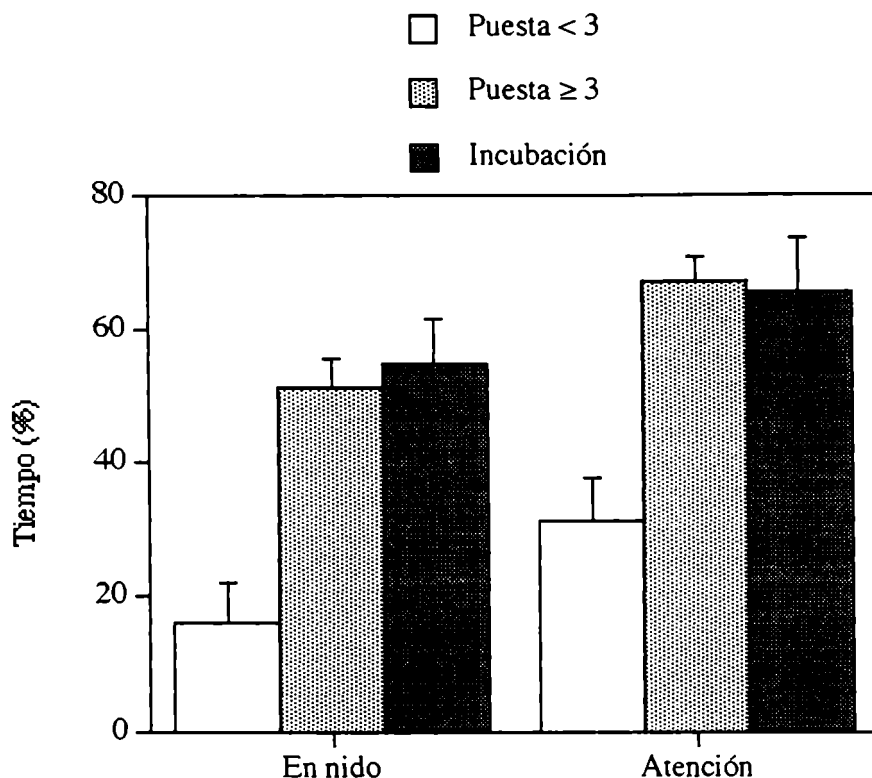


Figura 6.7: Porcentaje del tiempo total en el que los individuos de pecho amarillo podrían impedir el parasitismo de su nido. En nido se refiere al tiempo durante el cual un individuo está en el nido y atención al tiempo en que un individuo está en el nido o vigilando. Puesta <3 corresponde a nidos en puesta con menos de 3 huevos (n=8), puesta ≥3 a nidos en puesta con 3 ó más huevos (n=4) y en incubación a nidos con la puesta completa (n=7). Son significativas las diferencias entre puesta temprana y puesta tardía o incubación tanto en la categoría en nido como en atención (Kruskal-Wallis $P=0.009$ y $P=0.006$ respectivamente con contrastes "a posteriori" $P<0.05$). Se grafican las medias con sus respectivos errores estándar.

6.4 Discusión

El pecho amarillo ha desarrollado un claro comportamiento de rechazo hacia los huevos de tordo renegrido. El nivel de rechazo depende de dos variables: momento en que se produjo el evento de parasitismo con respecto al estadio de nidificación del hospedador y coloración del huevo. Los huevos parásitos colocados antes del inicio de la propia puesta presentan una mayor proporción de rechazo que los depositados luego de iniciada la puesta. Si bien este patrón de discriminación no es el más habitual (Ortega & Cruz 1988, Hill & Sealy 1994), ha sido descrito tanto en hospedadores del cucú común (Davies & Brooke 1988) como de tordos parásitos (Fraga 1986, Sealy 1995). Una vez iniciada la puesta, la respuesta hacia el huevo parásito depende del grado de divergencia que presenta su coloración con respecto a

la de los huevos del hospedador. Los huevos de morfo manchado son casi siempre aceptados (más del 95 % de los casos), los del morfo intermedio son aceptados en el 60 % de los casos y los de morfo blanco sólo en el 21 %. Los experimentos de parasitismo artificial muestran niveles de rechazo hacia el morfo blanco aún mayores (98 %). Por otra parte, nunca se verificó el rechazo hacia huevos del morfo manchado. Probablemente, algunos de los aparentes rechazos hacia huevos parásitos del morfo manchado puestos naturalmente, podrían ser el resultado de la remoción de huevos por parte de hembras parásitas o de su picadura y posterior remoción como parte del comportamiento de limpieza del nido del hospedador. El rechazo inmediato de los huevos blancos resultó ser independiente de su tamaño, lo que indicaría que el hospedador utiliza principalmente el color de los mismos como clave identificatoria. Los pecho amarillo rechazan por reconocimiento genuino, ya que su comportamiento hacia el morfo blanco no varió cuando había igual número de huevos parásitos blancos y propios en el nido. De las 4 especies previamente descritas como rechazadoras de huevos del tordo renegrado, 3 utilizan como clave el color (Mason 1986a y b) sólo una, el hornero, *Furnarius rufus*, discriminaría entre sus huevos y los del parásito por las diferencias en tamaño independientemente, de la coloración de los mismos (Mason & Rothstein 1986). El nido del hornero es una estructura cerrada de barro con muy poca disponibilidad de luz en el interior, por lo que no sería de esperar que este hospedador desarrollara claves de discriminación visual (Mason & Rothstein 1986).

La única estrategia posible en el pecho amarillo para eliminar el costo principal del parasitismo, que es la remoción de huevos por parte de la hembra de tordo, sería impedirle el acceso al nido. Los pecho amarillo reconocen tanto a las hembras como a los machos de tordo renegrado frente a otras especies y, reaccionan en forma agresiva cuando éstos se hallan en las cercanías del nido. Sin embargo, el nivel de parasitismo encontrado en este estudio (66%, con más del 50% de los nidos parasitados más de una vez), indicaría que la defensa del nido no es una táctica efectiva para impedir el acceso al mismo. Mucho se ha discutido sobre la eficiencia de la defensa del nido como mecanismo efectivo para impedir el parasitismo (Robertson & Norman 1976, 1977, Mosksnes *et al* 1990, Neudorf & Sealy 1992). En algunos casos se considera que la defensa del nido sólo sería eficiente en situaciones de alta densidad de individuos nidificantes (Robertson & Norman 1977, Clark & Robertson 1979). Dentro de las descripciones de eventos de parasitismo exitosos del tordo cabeza marrón, se incluye a varios donde las agresiones hacia la hembra de tordo por parte de los hospedadores resultaron infructuosas (Neudorf &

Sealy 1994). Sin embargo, la mayoría de los hospedadores involucrados en ambas situaciones, a diferencia del pecho amarillo, son más pequeños que la hembra parásita.

Probablemente la ineficacia de la defensa se deba a que el nido queda desatendido por mucho tiempo durante el horario en que las tordas parasitan. La hembra del tordo cabeza marrón *Molothrus ater* parasita muy temprano cuando sus hospedadores estarían alimentándose (Scott 1991). En el pecho amarillo el nido es vigilado sólo un 30 % del tiempo durante la puesta temprana, momento que coincide con el pico de parasitismo (Figura 4.3). Esta cantidad aumenta al 63 % cuando el nido se halla en puesta tardía o incubación. Un patrón semejante se observó en *Dendroica petechia*, en un área de simpatria reciente con el tordo cabeza marrón. Si bien el hospedador desarrolla un comportamiento agresivo hacia los parásitos adultos, ambos padres dejan el nido libre un 75 % del tiempo durante la puesta de huevos y el porcentaje se reduce al 26 % durante la incubación. En esta especie, el macho tiende a seguir a la hembra cuando ésta va a alimentarse (Burgham & Picman 1989).

Las hembras de los Passeriformes en general requieren de un aumento equivalente al 40 % de su gasto energético basal durante la puesta (Ricklef 1974). Es de esperar entonces que exista un compromiso por parte de la hembra hospedadora entre utilizar su tiempo para alimentarse o para defender el nido. En este sentido, Arcese y Smith (1988) lograron disminuir la incidencia de parasitismo del tordo cabeza marrón sobre *Melospiza melodia* al ofrecerle a las hembras una fuente de alimento suplementario en las cercanías de su nido. Aún cuando en la hembra de pecho amarillo existiera el compromiso de alimentarse o defender el nido durante la puesta, el macho que realiza una menor inversión energética durante ese período, podría permanecer cerca del nido cuando su pareja va a alimentarse. Se ha comprobado que en las aves aún cuando el sistema de apareamiento es mayoritariamente monógamo, macho y hembra pueden involucrarse en cópulas fuera de su pareja (Birkhead & Møller 1992). El mayor gasto energético en los machos de los Passeriformes especialmente si éstos no incuban, se alcanza durante la alimentación de los pichones (Clutton-Brock 1991). Para asegurarse que esos pichones sean suyos, el macho debe vigilar a la hembra para impedir que ésta copule con otros machos durante el período fértil que coincide con la puesta de huevos (Birkhead & Møller 1992). Los pecho amarillo son monógamos y el macho suele acompañar a la hembra durante los viajes de alimentación (Orians 1980). Durante todas las sesiones

experimentales aún cuando hubo más de 2 individuos involucrados en la defensa del nido (probablemente incluyendo algún ayudante), todos los individuos llegaron y partieron en grupo. En el macho de la pareja, hay aparentemente un compromiso entre defender el nido (estrategia que neutralizaría el parasitismo interespecífico) y vigilar a la hembra (estrategia que neutralizaría las posibles cópulas fuera de la pareja). Los costos del parasitismo para el macho de pecho amarillo son equivalentes a los de su pareja si logra asegurar la paternidad sobre todos los huevos. Si en cambio, por defender el nido sólo una fracción de los huevos fuera fecundada por él, sus costos podrían ser mayores o incluso podría obtener un éxito reproductivo nulo en el caso extremo en el que no fecundara ningún huevo.

El rechazo de los huevos parásitos es una estrategia de menor valor adaptativo que la defensa del nido, pero probablemente mucho menos costosa. Las diferencias encontradas entre la proporción de huevos parásitos del morfo blanco en nidos activos y abandonados (3.3 % vs. 24 % respectivamente, ver 4.4), indica que los pecho amarillo están removiendo la mayoría de los huevos parásitos del morfo blanco. Sin embargo, cuando se la hace relativa a los costos del parasitismo que neutraliza, en promedio sólo elimina el efecto residual de la permanencia de más de 3 huevos parásitos en la proporción de huevos del hospedador que producen pichones volantes (Figura 5.4). No es de extrañar entonces, que una vez iniciada la puesta, el hospedador sólo rechaza los huevos parásitos con una coloración claramente distinta a la propia como son los del morfo blanco. Si el hospedador discriminara por tamaño como se ha propuesto en el hornero, debería comparar el tamaño de los huevos parásitos con el más pequeño de sus propios huevos (Mason & Rothstein 1986). Comparando las medidas del huevo parásito con el ancho del huevo de pecho amarillo más angosto y con el largo del huevo de pecho amarillo más corto de cada nidada respectivamente, las diferencias promedio son altamente significativas pero de magnitud muy pequeña (0.5 y 2.62 mm. respectivamente $n=153$, test de t pareado $P=0.001$). Los pocos casos de aparente rechazo de huevos parásitos del morfo manchado puestos naturalmente, no involucraron huevos relativamente más chicos que los que fueron aceptados (test de t, $n=11$ y 153 ; ancho $P=0.45$ y largo $P=0.82$). Un modelo teórico reciente basado en la teoría de detección de señales (Wiley 1994), incorpora entre las variables a tener en cuenta para que surgiera la discriminación hacia los huevos parásitos, a la probabilidad de que el hospedador crea erróneamente que ha sido parasitado. Si los huevos del parásito son muy semejantes a los propios, además de cometer errores en la discriminación habiendo sido parasitado, el hospedador podría rechazar sus huevos

más distintos aún cuando no hubiera mediado un evento de parasitismo (Davies *et al.*, inédito). En el pecho amarillo dados los pequeños costos del parasitismo que neutraliza el rechazo del huevo parásito, no existiría una presión selectiva suficiente como para generar reconocimiento de huevos parásitos manchados en base a las pequeñas diferencias en tamaño. Siendo que estos últimos pueden ser muy semejantes a los suyos, podría haber un costo muy alto por errores en la discriminación que implicaran el consiguiente rechazo de huevos propios.

Capítulo 7

Conclusiones generales

El nivel de parasitismo observado en el pecho amarillo (66 %), es aparentemente mayor que el registrado en otros 2 Ictéridos de abundancias comparables que anidaron en el área de estudio. El alto nivel de parasitismo podría estar indicando que existe una cierta preferencia o que las hembras de tordo renegrido tienen menos dificultades para parasitar a esta especie. En cuanto a la interacción parásito-hospedador, el comportamiento de rechazo de huevos blancos por parte del pecho amarillo es responsable de la baja frecuencia observada de parasitismo con este morfo. Las hembras de tordo renegrido que ponen huevos blancos no evitarían parasitar al pecho amarillo. La alta sincronización de la puesta de la hembra de tordo renegrido con la del pecho amarillo indica que existe algún tipo de monitoreo de los nidos antes de que éstos sean parasitados. El 60 % de los nidos con parasitismo múltiple fueron parasitados por hembras distintas. Esto demuestra que las hembras de tordo renegrido no excluyen en forma efectiva a otras hembras de los nidos que parasitan. Frente a la opción de destruir huevos del hospedador o huevos parásitos, las hembras de tordo renegrido destruyen preferentemente huevos de pecho amarillo. No existen evidencias directas de que este comportamiento se deba al reconocimiento diferencial de los huevos y probablemente sea la consecuencia de la mayor resistencia a la ruptura que presentan los huevos parásitos.

Las adaptaciones más importantes que explicarían el alto éxito reproductivo del parásito en nidos de este hospedador son el parasitismo durante la puesta y el menor período de incubación de sus huevos. La ruptura de huevos del hospedador no aumentaría la probabilidad de eclosión de los pichones parásitos ni sería necesaria para disminuir la competencia entre esos pichones y los del hospedador. Gran parte del éxito reproductivo del tordo renegrido depende de características propias de la historia de vida del pecho amarillo. El tamaño de puesta de 4-5 huevos, los cortos períodos de atención al nido durante la puesta, el período de incubación de sus huevos 2 días más largo que el del parásito y la tasa de crecimiento menor de sus pichones, lo transforman en un hospedador de gran calidad. La combinación de las

adaptaciones del tordo renegrado al parasitismo y las características de historia de vida del pecho amarillo explican que el éxito reproductivo del parásito no disminuya aún en nidos parasitados con 5 huevos.

El pecho amarillo es solo una de las más de 200 especies de potenciales hospedadores con las que cuenta el tordo renegrado. Ciertos comportamientos aparentemente innecesarios como lo es la picadura de huevos, podrían ser útiles cuando el parásito utilizara otros hospedadores. La evolución de las adaptaciones al parasitismo de cría en el tordo renegrado entonces sería modelada por ese "hospedador promedio" a modo de "coevolución difusa".

Las poblaciones del tordo renegrado probablemente han aumentado en las áreas de distribución histórica por el uso de las mismas prácticas agropecuarias que fomentaron la expansión de su distribución. Este aumento poblacional podría ser responsable de los altos niveles de parasitismo y sus costos asociados encontrados en este estudio. No es posible determinar si los niveles de parasitismo que modelaron la evolución de los mecanismos de defensa en el pecho amarillo eran comparables a los actuales. Cualquiera que halla sido la presión de parasitismo histórica, el pecho amarillo ha desarrollado claros comportamientos de defensa frente al parasitismo de cría. El rechazo de huevos parásitos blancos muestra que el pecho amarillo es capaz de discriminar y manipular huevos parásitos muy diferentes a los suyos. La ausencia de rechazo frente a huevos parásitos del morfo manchado puestos luego del inicio de la propia puesta, se debería entonces a las dificultades en la discriminación entre éstos y los propios. No existen evidencias de que esa falta de rechazo se deba la existencia de mecanismos más complejos como los que postula la hipótesis de los altos costos del rechazo (Rohwer & Spaw 1988, Røskaft *et al* 1990) o los de la hipótesis de la mafia (Zahavi 1979).

En cuanto los costos del parasitismo que experimenta el pecho amarillo, el mayor efecto está asociado al comportamiento de picadura de huevos por parte de la hembra de tordo renegrado. Niveles de parasitismo extremadamente altos que impliquen la permanencia de más de 3 huevos parásitos en el nido, disminuye la producción de volantones a partir de los huevos del hospedador que no fueron picados o removidos. El rechazo hacia los huevos parásitos sólo neutraliza este último efecto. No es de extrañar entonces, que el pecho amarillo no halla desarrollado un mayor grado de discriminación entre sus huevos y los del morfo manchado incluso usando las diferencias en tamaño entre ambos.

Teniendo en cuenta los distintos costos que produce el parasitismo y el mayor tamaño corporal del hospedador, sería de esperar que se seleccionara el reconocimiento de los parásitos de cría adultos como enemigos potenciales. Este reconocimiento ha sido claramente desarrollado en el pecho amarillo. Sin embargo, la pareja reproductiva (y los posibles ayudantes), no han desarrollado el comportamiento de cuidado del nido durante la puesta e incubación temprana, períodos de máxima vulnerabilidad frente al parasitismo. La falta de cuidado del nido determina que su defensa frente a los parásitos de cría sea una estrategia altamente ineficiente. Probablemente otras variables asociadas con la historia de vida del pecho amarillo determinen la ausencia del desarrollo de la defensa del nido frente al parasitismo de cría. Se postula que esas variables serían diferentes para cada integrante de la pareja. En la hembra, intervendrían restricciones energéticas relacionadas con el alto costo de la puesta de huevos y en el macho se habría favorecido el comportamiento de asegurar la paternidad de esos huevos.

Apéndice

El pecho amarillo como nuevo hospedador efectivo de un parásito de cría especialista: el tordo pico corto (*Molothrus rufoaxillaris*).

Introducción

Entre las especies de tordos parásitos existe un continuo entre las estrategias posibles en cuanto a la selección y uso de hospedadores. En un extremo de ese continuo se ubican el tordo cabeza marrón *Molothrus ater* y el tordo renegrido *M. bonariensis* que utilizan prácticamente a todos los Passeriformes que cohabitan en su ambiente (más de 200 especies descriptas, Friedmann & Kiff 1985). En el otro extremo, y como un ejemplo de alta especialización, se ubica el tordo pico corto *M. rufoaxillaris* para el cual durante mucho tiempo se había descripto una única especie hospedadora, el tordo músico *M. badius* (Hudson 1874, 1920, Friedmann 1929, Mason 1980, Fraga 1986).

Sick (1985) menciona haber registrado la presencia de pichones del tordo pico corto en nidos del chopí, *Gnorimopsar chopi* en un área recientemente colonizada por el parásito de cría y donde su hospedador habitual, el tordo músico no se había establecido. Fraga (en prensa) registra haber visto 3 grupo de chopís alimentando volantones de tordo pico corto en Misiones, pero recalca que no hay tordos músicos en el área. Hasta este momento sin embargo, no existía evidencia directa de que el tordo pico corto usara a otra especie como hospedador en zonas donde el tordo músico está presente.

En esta sección se describe el uso regular del pecho amarillo *Pseudoleistes virescens* (Icterinae) como hospedador por parte del tordo pico corto en un área donde el tordo músico está presente. Además, se documenta la cría exitosa de pichones del tordo pico corto por parte de este nuevo hospedador.

Materiales y métodos.

El trabajo de campo se llevó a cabo en la localidad de General Lavalle (para una descripción del área ver 2.4). Los pecho amarillo nidifican en las zonas abiertas. Sus nidos son abiertos, de forma de taza y los construyen sobre cardos (*Cynara cardunculus*, *Carduus acanthoides*), junquillos negros (*Juncus acutus*) y cortaderas (*Cortaderia selleana*) a unos 0.5–1 metros de altura (Gibbson 1918, Orians 1980). El tordo músico en cambio, nidifica en los pequeños parches de bosque nativo formados principalmente por tala (*Celtis tala*) y sombra de toro (*Jodinia rhombifolia*) que se encuentran asociados a zonas altas y cordones de conchillas. A diferencia de los pecho amarillo, los tordo músico utilizan cavidades naturales para construir sus nidos, pero también pueden usar nidos de estructura cerrada contruidos por otras aves, luego de ser abandonados (Friedmann 1929, Hoy & Otow 1964, Fraga 1986).

Durante las temporadas reproductivas de 1993–1994 (octubre–diciembre), se realizó el seguimiento de 338 nidos de pecho amarillo localizados antes de que nacieran los pichones (134 fueron seguidos desde la construcción, 128 desde la puesta y 76 desde estadíos tempranos de la incubación). Los pecho amarillo son hospedadores frecuentes del tordo renegrido y en promedio el 66 % de sus nidos son parasitados por esta especie (ver capítulos 3 y 4).

Los nidos fueron revisados en lo posible diariamente hasta que fueran predados, abandonados o produjeran pichones volantones. Los huevos se marcaron con tinta indeleble y se revisaron en cuanto a si presentaban picaduras o abolladuras. Los pichones se marcaron con tinta indeleble en los tarsos y se pesaron con Pesolas de 50–100 g hasta que abandonan el nido al intentarse la manipulación (10–12 días desde la eclosión).

Los huevos del tordo pico corto son fácilmente distinguibles de los del tordo renegrido en base a las diferencias en coloración de fondo y patrón de manchas (Fraga 1983b, 1986). En el área de estudio, los huevos de tordo renegrido pueden ser blanco-inmaculados o manchados. El pecho amarillo acepta los huevos parásitos manchados y rechaza los blancos (6.3.1). Los huevos manchados de tordo renegrido tienen un color de fondo que varía entre el blanco y el marrón claro. Las manchas son redondeadas, de entre 0.1 a 1 mm. de diámetro, y pueden ser de color gris o marrón oscuro (Figura 2.3). Los huevos de tordo pico corto son siempre

Materiales y métodos.

El trabajo de campo se llevó a cabo en la localidad de General Lavalle (para una descripción del área ver 2.4). Los pecho amarillo nidifican en las zonas abiertas. Sus nidos son abiertos, de forma de taza y los construyen sobre cardos (*Cynara cardunculus*, *Carduus acanthoides*), junquillos negros (*Juncus acutus*) y cortaderas (*Cortaderia selloana*) a unos 0.5–1 metros de altura (Gibbson 1918, Orians 1980). El tordo músico en cambio, nidifica en los pequeños parches de bosque nativo formados principalmente por tala (*Celtis tala*) y sombra de toro (*Jodinia rhombifolia*) que se encuentran asociados a zonas altas y cordones de conchillas. A diferencia de los pecho amarillo, los tordo músico utilizan cavidades naturales para construir sus nidos, pero también pueden usar nidos de estructura cerrada contruidos por otras aves, luego de ser abandonados (Friedmann 1929, Hoy & Otow 1964, Fraga 1986).

Durante las temporadas reproductivas de 1993–1994 (octubre–diciembre), se realizó el seguimiento de 338 nidos de pecho amarillo localizados antes de que nacieran los pichones (134 fueron seguidos desde la construcción, 128 desde la puesta y 76 desde estadíos tempranos de la incubación). Los pecho amarillo son hospedadores frecuentes del tordo renegrado y en promedio el 66 % de sus nidos son parasitados por esta especie (ver capítulos 3 y 4).

Los nidos fueron revisados en lo posible diariamente hasta que fueran predados, abandonados o produjeran pichones volantes. Los huevos se marcaron con tinta indeleble y se revisaron en cuanto a si presentaban picaduras o abolladuras. Los pichones se marcaron con tinta indeleble en los tarsos y se pesaron con Pesolas de 50–100 g hasta que abandonan el nido al intentarse la manipulación (10–12 días desde la eclosión).

Los huevos del tordo pico corto son fácilmente distinguibles de los del tordo renegrado en base a las diferencias en coloración de fondo y patrón de manchas (Fraga 1986). En el área de estudio, los huevos de tordo renegrado pueden ser blanco-inmaculados o manchados. El pecho amarillo acepta los huevos parásitos manchados y rechaza los blancos (6.3.1). Los huevos manchados de tordo renegrado tienen un color de fondo que varía entre el blanco y el marrón claro. Las manchas son redondeadas, de entre 0.1 a 1 mm. de diámetro, y pueden ser de color gris o marrón oscuro (Figura 2.3). Los huevos de tordo pico corto son siempre

manchados, de color de fondo rosado o marrón claro. Las manchas, alargadas y de aspecto fibroso, cubren toda la superficie del huevo. En algunos casos, además de las manchas habituales, los huevos poseen unas pocas marcas a modo de líneas oscuras.

Los pichones de tordo pico corto se identificaron siguiendo a Fraga (1979, 1986). Al nacer, los pichones de tordo pico corto tienen la piel rosada mientras que en los de tordo renegrido la piel es más amarillenta. En cuanto empluman, las diferencias entre los dos parásitos de cría se hacen más marcadas. Los pichones de tordo renegrido carecen del color rufo en las plumas del ala que es característico de los pichones de tordo pico corto.

Resultados

El tordo pico corto parasitó el 5 % de los nidos (17/338). Quince nidos fueron parasitados con un huevo y 2 con dos huevos. La mayor parte de esos nidos (14/17) también fueron parasitados por el tordo renegrido (4 con parasitismo simple y 10 con parasitismo múltiple, rango 2-5 huevos). El tordo pico corto parasitó al pecho amarillo durante toda la temporada reproductiva del hospedador (octubre a diciembre). El número de nidos parasitados en períodos de 15 días desde el inicio de la temporada reproductiva se mantuvo prácticamente constante. Comenzando el 1 de octubre, el número de nidos parasitados fue de 2, 2, 2, 4, 4, y 3. Sin embargo, como consecuencia de la caída en la oferta de nidos del hospedador, la proporción de nidos parasitados aumentó hacia el fin de su temporada reproductiva (Figura 8.1).

Se contó con registros completos de la secuencia de puesta de 10/17 nidos; ya que los demás nidos fueron localizados cuando se hallaban en estadíos tempranos de la incubación. En esos 10 nidos hubo 11 eventos de parasitismo por parte del tordo pico corto. En el 72.5 % de los casos (8/11), el evento de parasitismo ocurrió durante la puesta del hospedador. En los tres casos restantes, el huevo parásito fue puesto, antes de que el hospedador iniciara su puesta, un día después de la puesta de su último huevo o luego de la eclosión de los pichones.

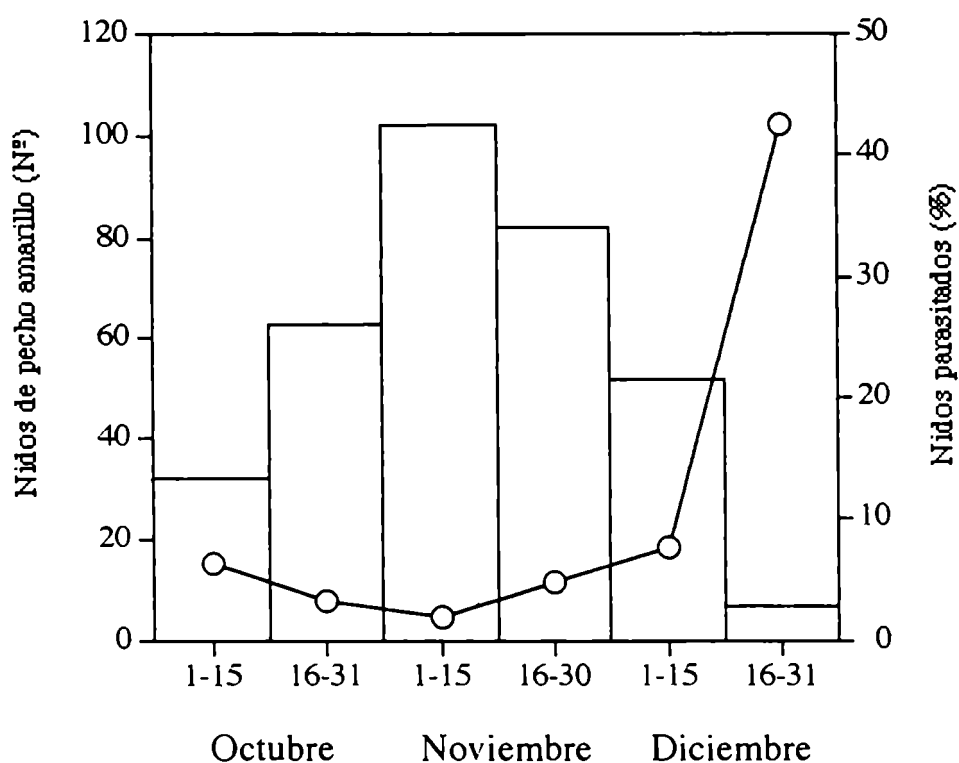


Figura 8.1: Oferta de nidos de pecho amarillo a lo largo de la temporada reproductiva (barras) y proporción de esos nidos parasitados por el tordo pico corto (círculos blancos). Los datos corresponden a los 338 nidos seguidos desde antes de la eclosión de los pichones (temporadas 1993-94).

Catorce de los 17 nidos (82.3 %) fueron predados, 10 mientras contenían huevos y 4 tempranamente luego de la eclosión de los pichones. La predación o abandono de los nidos no parasitados por el tordo pico corto, fue del 82.5 % (265/321). De los 3 nidos exitosos, en uno el huevo de tordo pico corto eclosionó, el pichón parásito creció normalmente (peso al día 8 = 37 g.) y llegó a volantón. En este nido nacieron dos pichones del hospedador que también abandonaron el nido (peso al día 8 = 35.5 y 41 g). Este nido no fue parasitado por el tordo renegrido. En el otro nido exitoso, el huevo de tordo pico corto fue puesto 3 días después del nacimiento de los pichones. Este nido tenía 4 huevos de tordo renegrido y eclosionaron 3 pichones que sobrevivieron hasta volantones (todos los huevos de pecho amarillo se perdieron debido a eventos de picadura y/o remoción por parte de los tordo renegrido). En el nido exitoso restante, el evento de parasitismo por parte del tordo pico corto ocurrió antes de que el hospedador iniciara la puesta y el huevo parásito fue rechazado por el pecho amarillo. Este hospedador normalmente rechaza los huevos parásitos puestos antes de iniciar su propia puesta (Figura 6.3).

En cuanto a los 4 nidos predados durante el estadio de pichones, en uno de ellos un pichón de tordo pico corto y 2 pichones de tordo renegrido nacieron el mismo día, pero el nido fue predado al día siguiente. En los 3 nidos restantes, los huevos de tordo pico corto desaparecieron del nido antes de la eclosión de los pichones. Dado que esos nidos recibieron 2, 4 y 4 huevos de tordo renegrido, las desapariciones probablemente sean debidas a picadura o remoción por parte de las hembras de ese parásito (4.3.5).

Discusión.

Existen algunos registros previos sobre la presencia de huevos de tordo pico corto en nidos de otros hospedadores además del tordo músico (Grant 1911, 1912, Girard en Pereyra 1938). Sin embargo, esos registros provienen de colecciones de huevos y Friedmann (1963) considera que son debidos a identificaciones incorrectas de huevos de tordo renegrido. Mason (1980) y Fraga (1986) llegaron a la misma conclusión luego de examinar algunas de esas colecciones que actualmente se hallan en museos.

Mason y Rothstein (en Fraga 1986) registraron la presencia de huevos de tordo pico corto en nidos de pecho amarillo, pero esos nidos no fueron seguidos por lo que se desconoce el fin de esos huevos. Hudson (1920) menciona haber observado a 2 volantones de tordo pico corto recibiendo alimento por parte de pecho amarillos. Este trabajo confirma que el tordo pico corto parasitaría regularmente al pecho amarillo y que este hospedador puede criar exitosamente a los pichones del parásito.

En la mayoría de los casos, la hembra de tordo pico corto no tuvo dificultades para sincronizar su puesta con la hembra de pecho amarillo. En sólo el 9.1 % de los eventos (1/11), el parasitismo ocurrió antes de que el hospedador iniciara la puesta. Este valor es semejante al 14.3 % de puestas prematuras observadas por Fraga (1986) en nidos del tordo músico y considerablemente menor que el 87 % estimado por Mason (1980) en nidos del mismo hospedador.

En el único nido no predado donde eclosionó el huevo de tordo pico corto, los pichones de pecho amarillo, que son de mayor tamaño corporal (peso asintótico = 49 g), no excluyeron competitivamente al pichón parásito. En consecuencia, excepto por la alta tasa de predación de nidos que sufre, el pecho amarillo aparenta ser un buen hospedador efectivo del tordo pico corto.

La alta especificidad en cuanto al uso de hospedadores que presenta el tordo pico corto ha sido atribuida generalmente al mayor éxito reproductivo que obtiene este parásito en nidos del tordo músico. A pesar de que la muestra es pequeña, el éxito reproductivo del tordo pico corto (medido como volantones producidos en función del total de huevos parásitos puestos), observado en nidos del pecho amarillo (5.3 %) no difiere del 7.4 % registrado por Fraga (1986) en nidos del tordo músico (1/18 vs. 19/257, Test exacto de Fisher $P > 0.99$). Sin embargo, las principales causantes de la pérdida de huevos del tordo pico corto en los nidos de los dos hospedadores son marcadamente diferentes. En los nidos del tordo músico, la principal responsable de la pérdida de huevos parásitos es la puesta prematura o mal sincronizada con la hembra hospedadora (Mason 1980, Fraga 1986); mientras que en nidos de pecho amarillo, la predación aparenta ser la causa principal. Sin embargo, en el estudio de Fraga (1986) el 61 % de los nidos de tordo músico habían sido contruidos en cajas-nido. En ese sentido, es de esperar que en nidos de tordo músico contruidos en condiciones más naturales exista una mayor predación y por lo tanto, un menor éxito reproductivo que el registrado por Fraga (1986).

Mason (1980) sugiere que la competencia con el tordo renegrado podría prevenir que el tordo pico corto usara otros hospedadores. En nidos de pecho amarillo la picadura o remoción de huevos por parte del tordo renegrado podría ser responsable de la pérdida de algunos huevos del tordo pico corto. Sin embargo, los datos obtenidos indican que el tordo pico corto puede utilizar exitosamente a otro hospedador altamente parasitado por el tordo renegrado. Otro beneficio sugerido que explicaría la especialización del tordo pico corto, se basa en el hecho de que el tordo músico remueve larvas de moscas ectoparásitas (*Philornis* sp) y ácaros que pudieran afectar a todos los pichones, incluyendo los parásitos (Fraga 1984). Una predicción de la hipótesis de Fraga es que, en áreas donde las moscas ectoparásitas no están presentes, el tordo pico corto podría utilizar a otros hospedadores además del tordo músico. El área donde se realizó este estudio queda más allá del límite sur de la distribución de las moscas ectoparásitas, por lo que los datos obtenidos son consistentes con esta hipótesis.

La incidencia de parasitismo de cría del tordo pico corto en el pecho amarillo es mucho menor que la registrada en nidos del tordo músico (5 % vs. 87.3 % en Fraga 1986). La baja frecuencia de parasitismo sobre un hospedador que aparenta

no poseer mecanismos antiparasitarios eficientes (por ej. que no rechaza los huevos del parásito si estos son puestos luego de iniciar su puesta), es difícil de explicar evolutivamente. En ese sentido, se sugiere que la oferta de alimento a principios de la temporada reproductiva podría ser insuficiente y sólo unas pocas hembras de tordo pico corto estarían en condiciones de producir huevos (Fraga 1986). Sin embargo, la dieta del tordo renegrido y del tordo pico corto es esencialmente la misma (Friedmann 1929) y a esa altura del año las hembras de tordo renegrido del área de estudio se hallan en el pico su temporada reproductiva (ver capítulos 3 y 4). Probablemente existan otras restricciones de tipo fisiológico o comportamental que expliquen la alta selectividad en el uso de hospedadores que presenta el tordo pico corto.

Alfonso Gilman

Graciela

Bibliografía Citada

- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- Arcese, M, & N. M. Smith (1988). Effects of population density and supplemental food on reproduction in song sparrow. *J. Anim. Ecol.* 57: 119-136.
- Arcese, P., J.N. Smith, W.M. Hochachka, C.M. Rogers & D. Ludwig (1992). Stability, regulation, and the determination of abundance in an insular song sparrow population. *Ecology* 73: 805-822.
- Arias de Reyna, L. P. Recuerda, M. Corvillo & A. Cruz (1982). Reproducción del Crialo (*Clamator glanduarius*) en S. Morena Central. *Doñana Acta Vertebrata*. 9: 177-193.
- Beecher, W.H. (1950). Convergent evolution in the American orioles. *Wilson Bulletin* 62: 50-66.
- Beecher, W.H. (1951). Adaptation for food-getting in the American blackbirds. *Auk* 68: 411-440.
- Best, L.B. & D.F. Stauffer (1980). Factors affecting nesting success in riparian bird communities. *Condor* 82: 149-158.
- Birkhead, T.R. & A.P. Møller (1992). *Sperm competition in birds. Evolutionary causes and consequences*. Academic Press. London.
- Blake, E.R. (1968). Family Icteridae. En *Checklist of the birds of the World*, vol 14, pp 138-202. R.A. Paynter, ed. Mus. Comp. Zool., Cambridge. Mass.
- Blankespoor, G. W., J. Oolman, & C. Uthe (1982). Eggshell strength and cowbird parasitism of Red-Winged Blackbird. *Auk* 99: 363-365.
- Briskie, J. V. & S. G. Sealy (1990). Evolution of short incubation periods in the parasitic cowbirds, *Molothrus* spp. *Auk* 107: 789-794.
- Briskie, J. V, C.T. Naugler & S.M. Leech (1994). Begging intensity of nestling birds varies with sibling relatedness. *Proceeding of the Royal Society in London. Serie B* 258: 73-78.
- Brockmann, H.J. & C.J. Barnard (1979). Kleptoparasitism in birds. *Animal Behaviour*. 27: 487-514.
- Brooke, M. de. L (1991). Brood Parasitism. En *The Cambridge Encyclopedia of Ornithology*. Ed. M. de. L. Brooke y T. Birkhead. Cambridge University Press. Cambridge.

- Brooke, M. de L. & N. B. Davies (1988). Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts. *Nature* 335: 630-632.
- Brooker, L. C. & M. G. Brooker (1990). Why are cuckoos host specific? *Oikos* 57: 301-309.
- Brooker, M. G. & L. C. Brooker (1989). The comparative breeding behaviour of two sympatric cuckoos, Horsfield's Bronze cuckoo *Chrysococcys basalis* and the Shinning Bronze cuckoo *C. lucidus* in Western Australia: a new model for the evolution of egg morphology and host specificity in avian brood parasites. *Ibis* 131: 528-547.
- Brooker, M. G. & L. C. Brooker (1991). Eggshell strength in cuckoos and cowbirds. *Ibis* 133: 406-413.
- Brooker, M. G., L. C. Brooker & I. Rowley. (1988). Egg deposition by the bronze-cuckoos *Chrysococcyx basalis* and *Ch. lucidus*. *Emu* 88: 107-109.
- Brown, C. R. & M. B. Brown (1989). Behavioral Dynamics of Intraspecific Brood Parasitism in Colonial Cliff Swallows. *Animal Behaviour*. 37: 777-796.
- Brown, J. L. (1987). Helping and Communal Breeding in Birds. *Monographs in Behavior and Ecology*, Princeton University Press, Princeton.
- Buckley, P.A. & F.G. Buckley (1972). Individual egg and chick recognition by adult royal terns (*Sterna maxima maxima*). *Animal Behaviour* 20: 457-462.
- Burgham, M. C. J. & J. Picman (1989). Effect of brown-headed cowbirds on the evolution of yellow warbler anti-parasite strategies. *Animal Behaviour* 38: 298-308.
- Camp, M. & L.B. Best (1994). Nest density and nesting success of birds in roadsides adjacent to rowcrop fields. *Am. Midl. Nat.* 131: 347-358.
- Carter, M. D. (1986). The parasitic behaviour of the Bronzed Cowbird in south Texas. *Condor* 88: 11-25.
- Clark, A. B. & D. S. Wilson (1981). Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. *Quarterly Rev. Biol.* 56: 253-277.
- Clark, K. L. & R. J. Robertson (1979). Spatial and temporal multi-species nesting aggregations in birds as anti-parasite and anti-predator defenses. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 5: 359-371.
- Clutton-Brock, T.H. (1991). The evolution of parental care. Princeton University Press. Princeton, N.J.
- Cruz, A., T. D. Manolis, & J.W. Wiley (1985). The Shiny Cowbird: a brood parasite expanding its range in the Caribbean Region. *Neotropical ornithology. Ornithol. Monogr.* N° 36. Ed. P.A. Buckley, M.S. Foster, E.S. Morton, R.S. Ridgely & F.G. Buckley. pp 607-620. Washington, DC..
- Cruz, A., T.D. Manolis & R.W. Andrews (1990). Reproductive interactions of the Shiny Cowbird *Molothrus bonariensis* and Yellow-hooded Blackbird *Agelaius icterocephalus* in Trinidad. *Ibis* 132: 436-444.

- Daniel, W.W. (1978). Applied Nonparametric Statistics. Houghton Mifflin Co, Boston.
- Darley, J. A. (1983). Territorial behavior of the female Brown-headed Cowbird (*Molothrus ater*). Can. J. Zool. 61: 65-69.
- Darrieu, C.A., A.R. Camperi & A.C. Cicchino (1996). Ecología alimentaria de *Pseudoleistes virescens* (Veillot 1819) (Aves, Icteridae), en ambientes riverseños del nordeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Informe N° 51, Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires.
- Davies, N. B. & M. d. L. Brooke (1988). Cuckoos versus reed warblers: adaptations and counteradaptations. *Animal Behaviour*. 36: 262-284.
- Davies, N. B. & M. d. L. Brooke (1989a). An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus* and its hosts. I. Host egg discrimination. *J. Anim. Ecol* 58: 207-224.
- Davies, N. B. & M. d. L. Brooke (1989b). An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canorus* and its hosts. II Host egg markings, chick discrimination and general discussion. *J. Anim. Ecol* 58: 225-236.
- Davies, N. B., A. F. G. Bourke, & M. de L. Brooke (1989). Cuckoos and parasitic ants: interspecific brood parasitism as an evolutionary arms race. *TREE* 4: 274-278.
- Davies, N. B., M. d L. Brooke & A. Kacelnik (inédito). Recognition errors and probability of parasitism determine whether reed warblers should accept or reject mimetic cuckoo eggs.
- Davis, D.E. (1942). The number of eggs laid by cowbirds. *Condor* 44: 10-12.
- Dawkins, R. & J. R. Krebs (1979). Arms races between and within species. *Proc. R. Soc. Lond. B* 205: 489-511.
- De La Peña, M.R. (1995). Ciclos reproductivos de las aves argentinas. Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe.
- Dixon, C.L. (1978). Breeding biology of the savannah sparrow on Kent Island. *Auk* 95: 235-246.
- Dufty, A. M. J. (1982a). Responses of Brown-headed Cowbirds to simulated conspecific intruders. *Animal Behaviour*. 30: 1043-1052.
- Dufty, A. M. J. (1982b). Movements and activities of radio-tracked brown-headed cowbirds. *Auk* 99: 316-327.
- Dufty, A. M. J. (1983). Variation in the egg markings of the brown-headed-cowbird. *Condor* 85: 109-111.
- Eastzer, D., P. R. Chu & A. P. King (1980). The young cowbird: Average or optimal nestling? *Condor* 82: 417-425.
- Eickwort, G. C. (1975). Gregarious nesting of the mason bee *Hoplitis anthocopoides* and the evolution of parasitism and sociality among Megachilid bees. *Evolution* 29: 142-150.

- Elliot, P. F. (1980). Evolution of promiscuity in the brown-headed cowbird. *Condor* 82: 138-141.
- Emlen, S.T. (1984). Cooperative breeding in birds and mammals. En *Behavioural Ecology, an evolutionary approach*. Eds: J.R.Krebs y N.B.Davies. Blackwell Scientific Publications. London.
- Evans, P.H.G. (1988). Intraspecific nest parasitism in the European Starling *Sturnus vulgaris*. *Animal Behaviour*. 36: 1282-1294.
- Farner, D.S. & J.C. Wingfield (1980). Reproductive endocrinology in birds. *Ann. Rev. Ecol. Physiol.* 42: 457-472.
- Feare, C. J. & M. E. Zaccagnini (1993). Roost departure by Shiny Cowbirds (*Molothrus bonariensis*). *Hornero* 13: 292-293.
- Finch, D. M. (1983). Brood parasitism of the Albert's Towhee: timing, frequency and effects. *Condor* 85: 355-359.
- Fleischer, R. C. (1985). A new technique to identify and assess the dispersion of eggs of individual brood parasites. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17: 91-99.
- Fleischer, R. C. & N. G. Smith (1992). Giant cowbird egg in the nests of two icterid hosts: the use of morphology and electrophoretic variants to identify individuals and species. *Condor* 94: 574-578.
- Forslund, P. & K. Larsson (1995). Intraespecific nest parasitism in the barnacle goose: behavioural tactics of parasites and hosts. *Animal Behaviour* 50: 509-517.
- Fraga, R.M (1978). The Rufous-Collared Sparrow as a host of the Shiny Cowbird. *Wilson Bulletin*.90: 271-284.
- Fraga, R.M. (1979). Differences between nestlings and fledglings in screaming and bay-winged cowbirds. *Wilson Bulletin*. 91: 151-154.
- Fraga, R.M. (1982). Host-brood parasite interactions between Chalk-browed Mockingbirds and Shiny Cowbirds. M.S. Dissertation. California, Santa Barbara.
- Fraga, R.M. (1983a). Parasitismo de cría del renegrado, *Molothrus bonariensis* sobre el chingolo, *Zonotrichia capensis*: nuevas observaciones y conclusiones. *Hornero* N° extraordinario: 245-255.
- Fraga, R.M. (1983b). The eggs of the parasitic Screaming Cowbird (*Molothrus rufoaxillaris*) and its host, the Baywinged Cowbird (*M.badius*): is there evidence for mimicry? *J. Ornithol.* 124: 187-193.
- Fraga, R.M. (1984). Bay-winged cowbirds (*Molothrus badius*) remove ectoparasites from their brood parasites, the Screaming Cowbirds (*M. rufoaxillaris*). *Biotropica* 16:223-226.
- Fraga, R.M. (1985). Host-parasite interactions between chalk-browed mockingbirds and Shiny cowbirds. *Neotropical ornithology. Ornithol. Monogr.*N° 36. Ed.P.A.Buckley, M.S.Foster, E.S.Morton, R.S.Ridgely & F.G.Buckey. pp 829-844. Washington, DC.

- Fraga, R.M. (1986). The bay-winged cowbird (*Molothrus badius*) and its brood parasites: interactions, coevolution and comparative efficiency. PD Thesis. University of California. Santa Barbara.
- Fraga, R.M. (en prensa). Further evidence of a host shift in a specialized brood parasite, the Screaming Cowbird (*Molothrus rufoaxillaris*). Condor
- Freeman, S., D.F. Gori & S. Rohwer (1990). Red-winged blackbird and brown-headed cowbirds: some aspects of host-parasite relationship. Condor 92: 336-340.
- Friedmann, H. (1929). The cowbirds, a study in the biology of the social parasitism. C.C. Thomas. Springfield, Illinois.
- Friedmann, H. (1955). The honeyguides. Us. Natl. Mus. Bull. 223: 1-196.
- Friedmann, H. (1960). The parasitic weaverbirds. Us. Natl. Mus. Bull. 233: 1-273.
- Friedmann, H. (1963). Host relations of the parasitic cowbirds. U.S. Natl. Mus. Bull. 233: 1-276.
- Friedmann, H. & L. F. Kiff (1985). The parasitic cowbirds and their hosts. Proc. West. Found. Vertebr. Zool. 2: 226-304.
- Friedmann, H., L. F. Kiff & S.I. Rothstein (1977). A further contribution to knowledge of host relations of the parasitic cowbirds. Smithson. Contrib. Zool. 235: 1-75.
- Gibson, E.(1918). Further ornithological notes from the neighbourhood of Cape San Antonio, province of Buenos Aires. Ibis Part I Passeres. pp 363-415.
- Gill, B.J. (1983). Brood parasitism by the Shinning Cuckoo *Chrysoccyx lucidus* at Kaikoura, New Zealand. Ibis 125: 40-55.
- Gochfeld, M (1979). Begging by nestling shiny cowbird: adaptative or maladaptative? Living Bird 17: 41-50.
- Graham, D. S. (1988). Response of five host species to cowbird parasitism. Condor 90: 588-591.
- Grant, C.H.B.(1911). List of birds collected in Argentina, Paraguay, Bolivia and southern Brazil, with field notes. Ibis (9th ser.) 5:80-137
- Grant, C.H.B.(1912). Notes of some South-American birds. Ibis 1:273-280.
- Hamilton, W. J. & G. H. Orians (1965). Evolution of brood parasitism in altricial birds. Condor 67: 361-380.
- Hellmayr, C. E. (1932). The birds of Chile. Field Museum of Natural History. Publication 308. Zool. Series. Vol XIX.
- Hellmayr, H. W. (1937). Catalogue of the birds of the Americas. Mus. Nat. Hist. Zool. Ser. 13: part 10.

Hensler, G.L. & J.D. Nicholson (1981). The Mayfield method for estimating nesting success: a model, estimators and simulation results. *Willson Bull.* 93: 42-53.

Hill, D. P. & S. G. Sealy (1994). Desertion of nests parasitized by cowbirds: have Clay-coloured Sparrows evolved an antiparasite defense? *Animal Behaviour* 48: 1063-1070.

Hofslund, P. B. (1957). Cowbird parasitism of the northern the yellowthroat. *Auk* 74: 42-48.

Howard, R. & A. Moore (1984). A complete checklist of the birds of the world. Macmillan London.

Howe, H.F. (1976). Egg size, hatching asynchrony, sex, and brood reduction in the Common Grackle. *Ecology* 57: 1195-1207.

Hoy, G. & J. Ottow (1964). Biological and oological studies of the molothrine cowbirds (Icteridae) of Argentina. *Auk* 81: 186-203.

Hudson, W. H. (1874). Notes on the procreant instincts of the three species of *Molothrus* found in Buenos Aires. *Proc. Zool. Soc. Lond.*: 153-174.

Hudson, W. H. (1920). *Birds of La Plata*. J. M. Dent. New York,

Jensen, R.A.C. & C.J. Vernon (1970). On the biology of the Didric cuckoo in Southern Africa. *Ostrich* 41: 237-246.

Johnson, A.W. (1967). *The birds of Chile*. Platt Establecimientos Gráficos. Buenos Aires.

Johnson, D.H. (1979). Estimating nest success: the Mayfield method and an alternative. *Auk* 96: 651-661.

Jones, D. & S. Birks (1992). Megapodes: recents ideas on origins, adaptations and reproduction. *TREE*.7: 88-91

Kattan, G. H. (1993). Extraordinary annual fecundity of shiny cowbirds at a tropical locality and its energetic trade-off. *Libro de resúmenes del North American Research Workshop on the Ecology and Management of Cowbirds*, pp 20.

Kelly, J.P. (1993). The effect of nest predation on habitat selection by Dusky Flycatchers in limber pine-juniper woodland. *Condor* 95: 83-93.

King, J. R. (1973). Reproductive relationships of the Rufous-collared Sparrow and the Shiny Cowbird. *Auk* 90: 19-34.

Knight, R. L. & S. A. Temple (1986). Methodological problems in studies of avian nest defense. *Animal Behaviour* 34: 561-566.

Koenig, W.D., R.L. Mumme, M.T. Stanback & F.A. Pitelka (1995). Patterns and consequences of egg destruction among joint-nesting acorn woodpeckers. *Animal Behaviour*. 50: 607-621.

Lack, D. (1947). The significance of clutch size. *Ibis* 89: 302-352.

- Lack, D. (1968). Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen. London.
- Lanyon, S. M. (1992). Interespecific brood parasitism in blackbirds (Icterinae): a phylogenetic perspective. *Science* 225: 77-79.
- Lerkelund, H.E., A. Mosknes, E. Røskoft & T.H. Ringsby (1993). An experimental test of optimal clutch size of the Fieldfare; with a discussion on why brood parasites remove eggs when they parasitize a host species. *Ornis Scandinavica* 24: 95-102.
- Lewis, R.A. (1975). The reproductive biology of the White-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys pugetensis* Grinnell). I Temporal organization of reproductive and associated cycles. *Condor* 77:46-59.
- Liversidge, R. (1971). The biology of the Jacobin cuckoo (*Clamator jacobinus*). *Ostrich, Suppl.* 8: 177-203.
- Lotem, A. (1993). Learning to recognize nestlings is maladaptive for cuckoo *Cuculus canorus* hosts. *Nature* 362: 743-745.
- Lotem, A., H. Nakamura & A. Zahavi (1992). Rejection of cuckoo eggs in relation to host age: a possible evolutionary equilibrium. *Behavioural Ecology* 3: 128-132.
- Lotem, A., H. Nakamura & A. Zahavi (1995). Constraints on egg discrimination and cuckoo-host co-evolution. *Animal Behaviour* 49: 1185-1209.
- Lyon, B. E. (inédito). Shiny cowbird brood parasitism on chesnut-capped blackbird: egg morph and spatial pattern of parasitism.
- Lyon, B. E. & J. M. Eadie (1991). Mode of development and avian interespecific brood parasitism. *Behavioral Ecology* 2: 309-318.
- MacKaye, K.R.(1985). Cichlid-catfish mutualistic defence of young in Lake Malawi, Africa. *Oecología* 66: 358-363.
- MacWhirter, B. R. (1989). On the rarity of intraspecific brood parasitism. *Condor* 91: 485-492.
- Marchetti, K (1992). Cost of host defence and the persistence of parasitic cuckoos. *Proceeding of the Royal Society in London. Serie B* 248: 41-45.
- Martin, T.E. (1993). Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *American Naturalist* 141: 897-913.
- Martin, T.E. & P. Li (1992). Life history of open vs. cavity-nesting birds. *Ecology* 73: 579-592.
- Marvil, R. E.& A. Cruz (1989). Impact of brown-headed cowbird parasitism on the reproductive success of the solitary vireo. *Auk* 106: 476-480.
- Mason, P. (1980). Ecological and evolutionary aspects of host selection in cowbirds. Ph.D. Thesis. University of Texas.
- Mason, P. (1986a). Brood parasitism in a host generalist, the shiny cowbird: I. The quality of different species as hosts. *Auk* 106: 52-60.

- Mason, P. (1986b). Brood parasitism in a host generalist, the shiny cowbird: II. Host selection. *Auk* 106: 61-69.
- Mason, P. (1987). Pair formation in cowbirds: evidence found for screaming but not for shiny cowbirds. *Condor* 89: 349-356.
- Mason, P. & S. I. Rothstein (1986). Coevolution and avian brood parasitism: cowbird eggs show evolutionary response to host discrimination. *Evolution* 40: 1207-1214.
- Massoni, V. & J. C. Reboreda (1995). Parasitismo de cría del tordo renegrido *Molothrus bonariensis* sobre el varillero de ala amarilla *Agelaius thilius*. Presentación XVII Reunión Argentina de Ecología, Mar del Plata 24-28 de abril de 1995.
- May, R. M. & S. K. Robinson (1985). Population dynamics of avian brood parasitism. *American Naturalist* 130: 161-167.
- Mayfield, H. (1965a). The Brown-headed cowbird, with old and new hosts. *Living Birds* 4: 13-28.
- Mayfield, H. (1965b). Chance distribution of cowbird eggs. *Condor* 67: 257-263.
- Mayfield, H. (1975). Suggestions for calculating nest success. *Willson Bulletin* 87: 456-466.
- Mermoz, M.E. & J.C.Reboreda (1996). New host for a specialized brood parasite, the Screaming Cowbird *Molothrus rufoaxillaris*. *Condor* 98: 630-632.
- Mock, D. W. (1994). Brood reduction: narrow sense, broad sense. *Journal of Avian Biology* 25: 3-7.
- Moksnes, A., E. Røskft & A.T. Braa. (1991). Rejection behavior by common cuckoo hosts towards artificial brood parasite eggs. *Auk* 108: 348-354.
- Moksnes, A., E. Røskft & A.T. Braa, L. Korsnes, H.M. Lampe & H.C. Pedersen (1990). Behavioral responses of potential hosts towards artificial Cuckoo eggs and dummies. *Behaviour* 116: 64-89.
- Morton, E. S. & S. M. Farabaugh (1979). Infanticide and other adaptations of the nestling striped cuckoo *Taperanaevia*. *Ibis* 121: 212-213.
- Neudorf, D. L. & S. G. Sealy (1992). Reactions of four Passerine species to threats of predation and cowbird parasitism: enemy recognition or generalized responses? *Behaviour* 123: 82-103.
- Neudorf, D. L. & S. G. Sealy (1994). Sunrise nest attentiveness in cowbird hosts. *Condor* 94: 162-169.
- Nice, M.M. (1954). Problems of incubation periods in North American birds. *Condor* 56: 173-197.
- Nice, M.M. (1957). Nesting success in altricial birds. *Auk* 74: 305-321.
- Nicolai, J. (1974). Mimicry in parasitic birds. *Scientific American*. 231: 92-98.

- Norman, R. F. & R. J. Robertson (1975). Nest-searching behavior in the Brown-headed Cowbird. *Auk* 92: 610-611.
- O'Connor, R. J. (1978). Growth strategies in nestling passerines. *Living Birds* 16: 209-238.
- Orians G.H. (1980). Some adaptations of marsh-nesting blackbirds. Princeton University Press, Princeton.
- Orians, G.H. (1985). Blackbirds of the Americas. University of Washington Press, Seattle.
- Orians, G.H., C.E. Orians, & K.J. Orians. (1977). Helpers at the nest in some Argentine blackbirds. En: *Evolutionary Ecology* pp. 137-151. B.Stonehouse y C. Perrins Eds. The Macmillian Press LTD, London.
- Orians, G.H. E. Røskft & L.D. Beletsky (1989). Do brown-headed cowbird lay their eggs at random in the nests of red-winged blackbird? *Wilson Bulletin* 10: 599-607.
- Ortega, C. P. & A. Cruz (1988). Mechanism of egg acceptance by marsh-dwelling blackbird. *Condor* 90: 349-358.
- Ortega, C. P. & A. Cruz (1991). A comparative study of cowbird parasitism in yellow-headed balckbirds and red-winged blackbird. *Auk* 108: 16-24.
- Payne, R. B. (1973). Individual laying histories and the clutch size and number of eggs of parasitic cuckoos. *Condor* 75: 414-438.
- Payne, R. B. (1977a). The ecology of brood parasitism in birds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8: 1-28.
- Payne, R. B. (1977b). Clutch size, egg size, and the consequences of single vs. multiple parasitism in parasitic finches. *Ecology* 58: 503-513.
- Pereyra, J.A. (1938). Aves de la zona ribereña nordeste de la provincia de Buenos Aires. *Memorias del Jardín Zoológico, La Plata* 9: 1-304.
- Petit, L. (1991). Adaptive tolerance of cowbird parasitism by Prothonotary warblers. A consequence of nest-site limitation. *Animal Behaviour* 41: 425-432.
- Petrie, M.& A.P.Møller (1991). Laying eggs in others' nests: intraspecific brood parasitism in birds. *TREE* 6: 315-320.
- Picman, J. (1989). Mechanism of puncture resistance of eggs of Brown-headed Cowbirds. *Auk* 106: 577-583.
- Post, W. & J. W. Wiley (1977a). Reproductive interactions of the Shiny Cowbird and the Yellow-shouldered Blackbird. *Condor* 79: 176-184.
- Post, W. & J. W. Wiley (1977b). The shiny cowbird in the West Indies. *Condor* 79: 119-121.
- Post, W., T.K. Nakamura & A. Cruz (1990). Patterns of Shiny cowbird parasitism in St. Lucia and Southwestern Puerto Rico. *Condor* 92: 461-469.

- Post, W., A. Cruz, & D.B. McNair (1993). The North-American invasion pattern of the Shiny Cowbird. *Journal of Field Ornithology* 64: 32-41.
- Rahn, H., L. Curran-Everett, & D.T. Booth. (1988). Eggshell differences between parasitic and nonparasitic Icteridae. *Condor* 90: 962-964.
- Redondo, T. & F. Castro (1992). The increase of predation with begging activity in broods of Magpies *Picapica*. *Ibis* 134: 180-187.
- Ricklef, R. E. (1965). Brood reduction in the curve-billed Thrasher. *Condor* 67: 505-510.
- Ricklef, R. E. (1967). A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology* 48: 978-983.
- Ricklef, R. E. (1968). Pattern of growth in birds. *Ibis* 110: 419-451.
- Ricklef, R. E. (1974). Energetic of reproduction in birds. En "Avian Energetics". R. A. Paynter. Ed. Nuttall Ornithol. Club. Cambridge.
- Richner, H., P.Schneider & H.Stirmimann (1989). Life-history consequences of growth rate depression: an experimental study on carrion crows (*Corvus corone corone* L.) *Functional Ecology* 3: 617-624.
- Richter, W. (1984). Nestling survival and growth in the Yellow-Headed Blackbird, *Xanthocephalus xanthocephalus*. *Ecology* 65: 597-608.
- Ridgely, R.S. & G. Tudor (1989). The birds of South America. Vol I The oscine passerines. Oxford University Press.
- Robertson, R. J. & R. F. Norman (1976). Behavioural defenses to brood parasitism by potential hosts of the brown headed cowbird. *Condor* 78: 166-173.
- Robertson, R. J. & R.F. Norman (1977). The function and evolution of aggressive host behaviour towards the Brown-headed Cowbird (*Molothrus ater*). *Can. J. Zool.* 55: 508-518.
- Robinson, S. K. (1985). The Yellow-rumped Cacique and its associated nest pirates. En *Neotropical Ornithology*. Ornithological. Monograph. N°36 Ed.P.A.Buckley, M.S.Foster, E.S.Morton, R.S.Ridgely & F.G.Buckey. pp. 898-907. Washington, DC.
- Robinson, S. K. (1988). Foraging Ecology and Host Relationships of Giant Cowbirds in Southeastern Peru. *Wilson Bull.* 100: 224-235.
- Rohwer, S. & C. D. Spaw (1988). Evolutionary lag versus bill-size constraints: a comparative study of the acceptance of cowbird eggs by old hosts. *Evolutionary Ecology* 2: 27-36.
- Rohwer, S., C. D. Spaw & E. Røscraft (1989). Costs to Northern Orioles of puncture ejecting parasitic cowbird eggs from their nests. *Auk* 106: 734-738.
- Roseberry, J.L. & W.D. Klimstra (1970). The nesting ecology and reproductive performance of the eastern meadowlark. *Wilson Bulletin* 82: 243-267.

- Røskoft, E., G.H. Orians, & L.D. Beletsky. (1990). Why do Red-winged Blackbirds accept eggs of Brown-headed Cowbirds? *Evolutionary Ecology* 4: 35-42.
- Røskoft, E. S. Rohwer, & C.D.Spaw (1993). Cost of puncture ejection compared with costs of rearing cowbird chicks for Northern orioles. *Ornis Scandinavica* 24: 28-32.
- Rothstein, S. I. (1974). Mechanism of avian egg recognition: posible learned and innate factors. *Auk* 91: 796-807.
- Rothstein, S. I. (1975a). An experimental and teleonomic investigation of avian brood parasitism. *Condor* 77: 250-271.
- Rothstein, S. I. (1975b). Evolutionary rates and host defenses against avian brood parasitism. *American Naturalist* 109: 161-176.
- Rothstein, S. I. (1975c). Mechanism of avian egg recognition: do birds know their own eggs? *Animal Behaviour*. 23: 268-278.
- Rothstein, S. I. (1976). Experiments on defences cedar waxwing use against cowbird parasitism. *Auk* 93: 675-691.
- Rothstein, S. I. (1977). Cowbird parasitism and egg recognition of the northern oriole. *Wilson Bulletin* 89: 21-32.
- Rothstein, S. I. (1978). Mechanisms of avian egg recognition: aditional evidence of learned componenets. *Animal Behaviour*. 26: 671-677.
- Rothstein, S. I. (1982). Successes and failures in avian egg and nestling recognition with comments on the utility of optimality reasoning. *Amer. Zool.* 22: 547-560.
- Rothstein, S. I. (1990). A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 481-508.
- Salvador, S.A. (1982). Estudio de parasitismo del Crespín *Tapera naevia chochi* (Viellot) (Aves: Cuculinae). *Historia Natural* 2: 65-70.
- Salvador, S. A. (1983). Parasitismo de cria del renegrado (*Molothrus bonariensis*) en Villa Maria, Cordoba, Argentina. (Aves: Icteridae). *Historia Natural* 3: 149-158.
- Salvador, S. A. (1984). Estudio del parasitismo de cría del renegrado (*Molothrus bonariensis*) en calandria (*Mimus saturninus*), en Villa María, Córdoba. *Hornero* 12: 141-149.
- Sato, T. (1986). A brood parasitic catfish of mouthbreeding cichlid in Lake Tanganyica *Nature* 323: 58-59.
- Sclater, P. L. & W. H. Hudson (1898). *Argentine Ornithology*. Vol. 1, Passeres. R.H. Porter. London
- Scott, D. M. (1977). Cowbird parasitism on the gray catbird at London, Ontario. *Auk* 94: 18-27.

- Scott, D. M. & C. D. Ankney (1979). Evaluation of a method for estimating the laying rate of Brown-headed Cowbirds. *Auk* 96: 483-488.
- Scott, D. M. & C. D. Ankney (1980). Fecundity of the Brown-headed Cowbird in Southern Ontario. *Auk* 97: 677-683.
- Scott, D. M. & C. D. Ankney (1983). The laying cycle of Brown-headed cowbirds: Passerine chickens?. *Auk* 100: 583-592.
- Scott, D. M. & R.E. Lemon (1996). Differential reproductive success of Brown-headed Cowbirds with Northern Cardinals and three other hosts. *Condor* 98: 259-271.
- Scott, D. M., P.J. Weatherhead & C.D. Ankney. (1992). Egg-eating by female Brown-headed Cowbirds. *Condor* 94: 579-584.
- Scott, T. W. (1991). The time of the day of egg laying by Brown-headed Cowbird and other icterines. *Can. J. Zool.* 69: 2093-2099.
- Schaub, R. R.L. Mumme & G.E. Woolfenden (1992). Predation on eggs and nestlings of Florida Scrub Jays. *Auk* 109: 585-593.
- Schönwetter, M. (1984). *Handbuch der Oologie. Vols II & III. Passerines.* Academic Press, Berlin.
- Sealy, S. G. (1992). Removal of Yellow warbler eggs in association with cowbird parasitism. *Condor* 94: 40-54.
- Sealy, S. G. (1995). Burial of cowbird egg by parasitized yellow warblers: an empirical and experimental study. *Animal Behaviour* 49: 877
- Sealy, S. G. & D. L. Neudorf (1995). Male Northern Oriole eject cowbird eggs: Implications for the evolution of rejection behavior. *Condor* 97: 369-375.
- Sealy, S. G., D. L. Neudorf & D.P. Hill. (1995). Rapid laying by Brown-headed Cowbird *Molothrus ater* and other parasitic birds. *Ibis* 137: 76-84.
- Sick H. (1958). Notas biológicas sobre o gaudério, "*Molothrus bonariensis*" (Gmelin) (Icteridae, Aves). *Rev. Brasil. Biol.* 18(4): 417-431.
- Sick, H. (1985). *Ornitologia Brasileira, uma introdução.* 2 Vols. Editora Universidade de Brasília. Brasília.
- Siegel, S. & N.J. Castellan (1988). *Nonparametric Statistic for the Behavioral Sciences*, Second Edition. Mac Graw-Hill Book Company. New York.
- Silver, R., H. Andrews & G. F. Ball. (1985). Parental care in an ecological perspective: A quantitative analysis of Avian subfamilies. *Amer. Zool.* 25: 823-840.
- Skutch, A.F. (1949). Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91: 430-455.
- Skutch, A.F. (1961). Helpers among birds. *Condor* 63: 198-226.

- Smith, J.N.M. & P. Arcese (1994). Brown-headed cowbird and an island population of song sparrows: a 16 year study. *Condor* 96: 916-934.
- Smith, W. G. (1968). The advantage of being parasitized. *Nature* 219: 690-694.
- Smith, W. G. (1979). Alternate responses by host to parasites which may be helpful or harmful. En *Host parasites interfaces*, ed. B.B. Nickel pp 7-15.
- Soler, M. (1990). Relationships between the great spotted cuckoo *Clamator glandarius* and its corvid hosts in a recently colonized area. *Ornis Scandinavica* 21: 212-213.
- Soler, M & J.J. Soler (1991). Growth and development of great spotted cuckoos and their magpie host. *Condor* 93: 49-54.
- Soler, M., J.J.Soler, J.G.Martinez & A.P.Møller (1995). Magpie host manipulation by Great spotted Cuckoos: evidence for avian mafia. *Evolution* 49: 770-775.
- Soriano, O. (1991). Rio de La Plata grassland. En *Natural Grasslands. Introduction and Western Hemisphere*. R.T. Coupland, ed. Elsevier. Amsterdam. pp 367-407.
- Spaw, C. D. & S. Rowher (1987). A comparative study of eggshell thickness in cowbird and other passerines. *Condor* 89: 307-318.
- Tallamy, D.W.(1986). Age-specificity of "eggs-dumping" in Gargaphia lace bugs (Hemiptera: Tingidae). *Animal Behaviour*. 34: 599-603.
- Teather, K. L. & R. J. Robertson (1986). Pair Bonds and Factors Influencing the Diversity of Mating Systems in Brown-Headed Cowbirds. *Condor* 88: 63-69.
- Tinbergen, N. (1969). El estudio del instinto. Siglo veintiuno editores, sa. México.
- Tricart, J. (1973). Geomorfología de la pampa Deprimida. Colecc. Cient XII. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires, 202 pp.
- Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. En B. Campbell, ed. *Sexual selection and the descent of man* pp 136-179. Aldine, Chicago.
- Uyehara, J. C. & P. M. Narins (1995). Nest defence by willow flycatchers to brood-parasitic intruders. *Condor* 97: 361-368.
- Victoria, J.K. (1972). Clutch characteristic and egg discriminative ability of the African village weaverbirds (*Ploceus cucullatus*). *Ibis* 114: 367-376.
- Veiga, J.P. & J. Viñuela (1993). Hatching asynchrony and hatching success in the house sparrow: evidence for the egg viability hypothesis. *Ornis Scandinavica* 24: 237-242.
- Vervoost, F. (1967). Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires). *La vegetación de la República Argentina. Ser. Fitogeogra. 7*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires, 262 pp.

- Walkinshaw, L. H. (1961). The effect of parasitism by Brown-headed Cowbird on *Empidonax* Flycatchers in Michigan. *Auk* 78: 266-268.
- Weatherhead, P. J. (1991). The adaptive value of thick-shelled eggs for Brown-headed cowbirds. *Auk* 108: 196-198.
- Webster, M. S. (1994). Interspecific brood parasitism of Montezuma Oropendolas by Giant Cowbirds: parasitism or mutualism? *Condor* 96: 794-798.
- Weller, M. W. (1959). Parasitic egg-laying in the redhead and other North American Anatidae. *Ecological Monographs* 29: 333-365.
- Weller, M. W. (1967). Notes on some marsh birds of Cape San Antonio, Argentina. *Ibis* 109: 391-411.
- Weller, M. W. (1968). The breeding biology of the parasitic black-headed duck. *Living Bird* 7: 169-208.
- Werschkul, D.F. & J.A. Jackson (1979). Sibling competition and avian growth rates. *Ibis* 121: 97-102.
- Wiley, J. W. (1985). Shiny cowbird parasitism in two avian communities in Puerto Rico. *Condor* 87: 165-176.
- Wiley, J. W. (1988). Host selection by the shiny cowbird. *Condor* 90: 289-303.
- Wiley, R. H. (1994). Errors, exaggeration, and deception in animal communication. In *Behavioral mechanisms in evolutionary ecology*, pp 157-189. Eds. L.A. Real. University of Chicago press. Chicago.
- Wiley, R. H. & M.S. Wiley (1980). Spacing and timing in the nesting ecology a tropical blackbird: comparisons of populations in different environments. *Ecological monographs* 50: 153-178.
- Wilson, E.O. (1980). *Sociobiología, la nueva síntesis*. Ediciones Omega. Barcelona
- Wittingham, L.A. & R.J. Robertson (1994). Food availability, parental care and male mating success in red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Journal of Animal Ecology* 63: 139-150.
- Yom Tov, Y. (1980). Intraspecific nest parasitism in birds. *Biol. Rev.* 55: 93-108.
- Young, H. (1963). Age specific mortality in the eggs and nestlings of blackbirds. *Auk* 80: 145-155.
- Zahavi, A. (1979). Parasitism and nest predation in parasitic cuckoos. *American Naturalist* 113: 157-159.
- Zar, J.H. (1996). *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall International, Inc. New Jersey.
- Zimmerman, J.L. (1983). Cowbird parasitism of dickcissels in different habitats and at different nest densities. *Wilson Bulletin* 95: 7-22.